Ueber den Bau der Phalangidenaugen.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VON DER PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

GENEHMIGT

UND

NEBST DEN BEIGEFÜGTEN THESEN

OEFFENTLICH ZU VERTHEIDIGEN

am 13. Januar 1894

von

Frederick Purcell

aus Capstadt.

OPPONENTEN:

Hr. Cand. phil. E. Menne.
- Cand. phil. F. Schaudinn.
- Cand. phil. T. Montgomery.

BERLIN.

Buchdruckerei von Gustav Schade (Otto Francke).

Linienstrasse 158.

Seiner theuren Mutter

in Liebe und Dankbarkeit

gewidmet

vom

Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535723_0201

Einleitung.

Wiederholt wurde in den letzten Jahren von verschiedenen, darunter auch recht guten Beobachtern, der Bau der Arachnidenaugen studirt. Zumeist betreffen die Untersuchungen die Skorpione und Spinnen. Den Phalangiden wurde nach dieser Hinsicht weniger Aufmerksamkeit geschenkt und die beiden einzigen Forscher, Grenacher und Patten, welche sie mit Hilfe der neuen Methoden untersuchten, gelangten bezüglich der Auffassung der Phalangidenaugen zu völlig entgegengesetzten Resultaten.

Der erste, welcher sich, soweit mir bekannt ist, mit der Anatomie der Phalangidenaugen beschäftigte, war Treviranus (1816 No. 26), dem dann einige Zeit später Tulk (1843 No. 27) folgte. Beide Arbeiten sind im alten Style geschrieben und haben nur noch historisches Interesse.

Leydig (1853/62 No. 13/14) verdanken wir einige gelegentliche Bemerkungen über verschiedene Theile des Auges; eine eigentliche Beschreibung wurde jedoch nicht von ihm gegeben.

Erst Grenacher (1879 No. 6), welcher in seiner grossen Monographie auch das Auge von Phalangium opilio L. behandelte und es durch einige Abbildungen erläuterte, giebt die erste eingehende und, abgesehen von einem wichtigen Punkte, die genaueste Darstellung, die wir besitzen.

1887 veröffentlichte Patten (20) eine kurze, anderthalb Seiten umfassende vorläufige Mittheilung ohne Abbildungen über eine vermuthlich amerikanische Species von Phalangium.

Endlich habe ich selbst (22) eine kurze vorläufige Notiz über die Anatomie und Entwicklung des Auges von Leiobunum rotundum Latr. (L. hemisphaericum Herbst) gegeben, welche sich aber nur auf einige wenige der bemerkenswerthesten Züge beschränkte.

Die vorliegende Untersuchung beabsichtigt, eine möglichst genaue und vollständige Beschreibung der Retinaelemente zu geben. Die Linse und der Glaskörper werden besonders aus dem Grunde, weil sie von Grenacher schon sehr genau beschrieben sind, weniger eingehend behandelt werden.

Die Präparate, welche als Beleg für die vorliegenden Ausführungen dienen, wurden bei Gelegenheit der zweiten Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft demonstrirt. Die Beobachtungen sind an allen denjenigen Species, welche ich mir in der Umgegend von Berlin in genügender Menge verschaffen konnte, gewonnen worden. Diese acht Species gehören sechs Genera*) an.

---

*) Die Bestimmung der Species geschah mit Hilfe des ausgezeichneten Buches von Simon (24), dessen Nomenklatur ich, ausser in dem folgenden Punkte, angewendet habe. Das Genus Phalangium, wie ich es hier verstehe und welches in meiner Arbeit durch Ph. opilio L. und Ph. brevicorne C. K. vertreten ist, stimmt überein mit dem Genus Cerastoma von C. L. Koch und Anderen. Es ist charakterisirt durch die hornähnliche Verlängerung, welche sich an der Basis des zweiten Gliedes der Cheliceren beim Männchen findet. Simon dagegen, welcher keinen Unterschied zwischen den Weibchen von Cerastoma und Opilio fand, vereinigte beide Genera unter dem Namen Phalangium. Ich habe nun aber gefunden, dass die Species von Koch's Gattung Cerastoma (Ph. opilio und brevicorne) sehr nahe Leiobunum verwandt sind, aber beträchtlich von Opilio

Dieselben lassen sich nach dem Bau ihrer Rhabdome in zwei natürliche Gruppen unterscheiden, welche ich durch den Namen eines charakteristischen Genus gekennzeichnet habe:

a) die Leiobunum-Gruppe; sie umfasst:

1. Leiobunum rotundum Latr. (L. hemisphaericum Herbst),
2. Phalangium opilio L. (P. cornutum L.),
3. Phalangium brevicorne C. Koch,
4. Platybunus triangularis Herbst;

b) die Acantholophus-Gruppe; sie umfasst:

5. Opilio parietinus de Geer,
6. Acantholophus hispidus Herbst,
7. Oligolophus palpinalis Herbst (terricola C. Koch),
8. Oligolophus tridens C. Koch.

Jede von diesen Arten wurde von mir mit möglichster Genauigkeit geprüft, und alle Angaben in der folgenden Darstellung gelten für alle Species, falls das Gegentheil nicht besonders hervorgehoben ist.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrath Professor F. E. Schulze für das lebhafte Interesse, das er meiner Arbeit zuwandte, sowie für die Ueberlassung der reichen Hülfsmittel des Berliner Zoologischen Instituts meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Auch Herrn Professor E. Korschelt bin ich für vielfachen freundlichen Rath zu herzlichem Dank verpflichtet.

---

parietinus de Geer abweichen, während die letztere Art wiederum sehr nahe Acantholophus uud Oligolophus verwandt ist. Aus diesen Gründen bin ich gezwungen, die beiden erstgenannten Species (Ph. opilio und brevicorne) von Opilio parietinus wieder zu trennen, und ich habe statt Koch's Namen Cerastoma den Namen Phalangium L., für welche Gattung Ph. opilio L. typisch ist, gebraucht, während Opilio Herbst für die Gattung bleibt, für welche O. parietinus de Geer den Typus darstellt.

Untersuchungsmethoden.

Von den technischen Schwierigkeiten, mit welchen bekanntlich eine Untersuchung der Retina zu kämpfen hat, ist die grösste diejenige, eine geeignete Konservirungsflüssigkeit zu finden.

Die gewöhnlichen kalten wässrigen Lösungen sind wenig brauchbar, wahrscheinlich, weil sie viel zu langsam eindringen und die rasch sich verändernden Gewebe des Auges erst einige Zeit nach dem Tode erreichen.

Warme wässrige Lösungen zwischen 45° C. und 95° C. dringen zwar rasch ein, aber die wichtigen Zellgrenzen werden oft undeutlich wiedergegeben und die Rhabdome werden durch die Hitze stark verlängert, so dass ihre Bilder zum Studium weniger geeignet sind.

Um diese Schwierigkeiten zu überwinden und um ein rascheres Eindringen ohne Anwendung von Hitze zu bewirken, bin ich fast ausschliesslich nach folgendem Princip vorgegangen.

Die gewöhnlichen wässrigen Reagentien (Pikrinsäure, Flemming'sche Lösung etc.) werden mit gleichen Mengen von absolutem Alkohol vermischt, wodurch sich eine Flüssigkeit ergiebt, die 50 % Alkohol enthält und welche die Fähigkeit hat, schnell in das Gewebe einzudringen.

Diese Mischungen habe ich gewöhnlich in kaltem Zustande, nur für bestimmte Zwecke auch warm angewandt.

Alkoholische Pikrinsäurelösung, welche ich durch Mischung von absolutem Alkohol und einer gesättigten wässrigen Pikrinsäurelösung zu gleichen Raumtheilen erhielt, ist die bei weitem beste Konservirungsflüssigkeit, welche ich kenne, für die Darstellung der feinsten Strukturen in der Retina. Der

abgeschnittene Cephalothorax bleibt in der Mischung 2 bis 4 Stunden und wird nachher mit 63proc. Alkohol ausgewaschen. Die Kerne, Zellgrenzen, die Wabenstruktur des Protoplasmas und die Rhabdome bleiben ausgezeichnet erhalten. Das hohe Lichtbrechungsvermögen der Rhabdome und die Eigenschaft der verschiedenen Theile der letzteren, sich verschieden zu färben, sowie besonders die Lösbarkeit des Pigments werden dadurch nicht beeinträchtigt oder gemindert. Gewisse Nachtheile des Reagens beruhen in der schlechten Konservirung der Nervenfasern. Infolge dessen mussten neben dieser Methode noch andere angewendet werden.

Da die Nervenfasern durch kalte Flüssigkeiten überhaupt sehr schlecht zu konserviren sind, so muss man die betreffenden Reagentien warm anwenden und zwar bei Temperaturen zwischen 35° C. und 95° C. (z. B. alkohol. Pikrinsäure bei 45° C.; Pikrinschwefelsäure bei 56° C.)

Zum Studium der Rhabdome eignet sich am besten die Härtung in kalter, alkoholischer Pikrinsäure und die Färbung mit Hämatoxylin.

Um bei gewissen Species (z. B. Acantholophus) die Wabenstruktur deutlich zu machen, muss man, so lange das Objekt in der Flüssigkeit sich befindet, dieselbe auf 35° C. erwärmt halten.

Ferner habe ich, um eine Differenzirung zwischen dem centralen Rhabdomer und den peripheren Rhabdomeren zu bekommen, die Objekte 20 Minuten bei 45° C. bis 50° C. in 50proc. Alkohol, der bei derselben Temperatur mit Pikrinsäure gesättigt war, gehärtet. Das Pigment des Auges, welches durch die warme Flüssigkeit gelöst wird, färbt die Kerne und gewisse Theile des Rhabdoms (besonders das centrale Rhabdomer) tief braun oder schwarz, während die übrigen Theile des Rhabdoms ungefärbt bleiben oder höchstens

einen hellbraunen Ton annehmen. Aus solchen Präparaten darf natürlich das Pigment nicht entfernt werden und eine weitere Färbung ist überflüssig.

Uebersichtsbilder, welche die richtigen topographischen Verhältnisse der Theile des Auges zeigen, sind sehr schwer zu gewinnen, weil bei Anwendung von kalten Lösungen der Glaskörper schrumpft, bei Anwendung von warmen die Rhabdome und Retinazellen sich verlängern. Am besten eignet sich hierfür vielleicht eine Mischung von Flemming'scher Lösung und Alcohol absolutus zu gleichen Theilen, welche man bei gewöhnlicher Temperatur anwendet; ferner auch warme alkoholische Mischungen mit Flemming'scher Lösung, Pikrinsäure etc. bei einer Temperatur von 56° C. für 40 Minuten.

Das Pigment wurde mittelst einer Mischung von 2 Theilen 80 % Alkohol, 1 Theil Glycerin und 2—3 % Salzsäure (nach Grenacher's Angabe No. 8) entfernt. Die Fähigkeit dieser Mischung, das Pigment zu lösen, wird sehr durch die Methode der Härtung beeinflusst. Sie entfernt das Pigment vollständig in $^1/_4$ — $^1/_2$ Minute aus dünnen Schnitten (3,5 μ), welche in kalter alkoholischer Pikrinsäure gehärtet sind, ohne das Gewebe im geringsten zu schädigen.

Dagegen ist für solche Präparate, welche in warmen Flüssigkeiten gehärtet sind, eine längere Einwirkung und oft ein gelindes Erwärmen nöthig, wobei die Schnitte mehr oder weniger stark leiden. Man färbt am besten mit Hämatoxylin. Schnitte von 3,5 μ Dicke werden nach der Entfernung des Pigments 20 Minuten in Delafield'sches Hämatoxylin gebracht, dann einige Stunden in gewöhnlichem Wasser (nicht salzsaurem Alkohol) ausgewaschen.

Es ist infolge der Kleinheit der Elemente der Retina unbedingt nothwendig, lückenlose Serien von

Schnitten zu bekommen, welche nicht mehr als 3,5 μ dick sind. Es würde mir dieses ohne Anwendung der Lösung von Mastix und Kollodium (in Alkohol und Aether) unmöglich gewesen sein. Diese Methode verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Professor Karl Heider*), der sie zuerst in seiner Hydrophilus-Arbeit erwähnt.

Die Oberfläche des Paraffinblockes wird jedesmal vor dem Schneiden mit dieser Lösung überstrichen. Das dünne Häutchen von Mastix-Kollodium, welches nach der Verdunstung des Alkohols und Aethers zurückbleibt, genügt, um ein Zerreissen oder Brechen des Schnittes, wenn das Messer durch das harte Chitin des Körpers geht, zu verhindern. Das Schneiden wird dadurch sehr erleichtert, dass man zuerst mit dem Mikrotom einen grossen Theil der Linse und der vorderen chitinösen Wand des Augenhöckers wegschneidet. Das Objekt wird dann noch einmal in Paraffin eingebettet, bevor man die definitiven Schnitte, welche quer zur Sehachse liegen, anfertigt.

Die Untersuchung wurde in einem Medium vorgenommen, welches einen niedrigen Brechungsindex hat, wie z. B. Wasser, Alkohol und besonders einer Lösung von essigsaurem Kali. Die Präparate halten sich in letzterem Medium mehrere Jahre; jedoch wird die Färbung gewöhnlich nach einigen Wochen theilweise ausgezogen. Sie können aber dann leicht, wenn es nothwendig ist, zu jeder Zeit wieder gefärbt werden. Canadabalsam ist wegen seines hohen Brechungsindex wenig geeignet, weil die feineren Details verschwinden oder sehr undeutlich werden.

In Bezug auf die oben angegebene Herstellungsmethode der Schnitte (alkoholische Pikrinsäure — Gre-

*) K. Heider, Die Embryonal-Entwicklung von Hydrophilus piceus. I. Theil. Jena 1889.

nacher'sche Flüssigkeit — Hämatoxylin, — essigsaures Kali) ist es wichtig zu bemerken, dass der Zustand der definitiven Präparate bei verschiedenen Individuen derselben Species sehr verschieden ist. Es ist deshalb zu rathen, von jeder Art, die man untersucht, eine grössere Zahl von Schnittserien anzufertigen. Von meinen Schnittserien erwies sich zwar gewöhnlich die grössere Zahl als gut, doch fand ich unter ihnen eine oder zwei, deren Erhaltungszustand und Färbung ganz musterhaft waren, und welche die übrigen hierin weit übertrafen. Nachdem ich mir lückenlose Schnittserien mit gut erhaltenen Zellgrenzen verschafft hatte, wurden die Zellgrenzen in jenem Theil der Retina, welcher genau quer getroffen war, mit Hilfe eines Zeichenapparates entworfen. Jede Retinula in einer der Zeichnungen wurde dann mit einer Zahl versehen. Durch sorgfältige Vergleichung mit der Zeichnung des nächsten Schnittes lässt sich mit absoluter Sicherheit jede Retinula in letzterem identificiren und jede mit der ihr zukommenden Zahl versehen.

Nachdem derart mit allen Zeichnungen von sämmtlichen Schnitten verfahren ist, kann man schliesslich den Querschnitt durch eine und dieselbe Retinula in jeder Region genau feststellen und studiren.

I. Orientirung über den gröberen Bau der Phalangiden-Augen.

Die Phalangiden besitzen im Gegensatz zu den meisten Arachniden nur zwei Augen. Dieses Augenpaar ist bekanntlich in einem Höcker auf der Dorsalfläche des Cephalothorax enthalten.

Die Sehachsen bilden einen rechten Winkel mit einander und liegen in einer Transversalebene des Körpers, sodass sie seitwärts und aufwärts gerichtet sind. Da die Basen der beiden Augen zum grössten Theil in der Medianebene sich berühren, so sind sie hier abgeplattet, während der übrige Theil der Oberfläche des Augenbulbus gewölbt ist.

Jedes Auge ist durch eine Scheidewand, die präretinale Zwischenlamelle Graber's (5), welche eine direkte Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis ist, in einen äusseren und inneren Abschnitt geschieden. Der erstere funktionirt als dioptrischer Apparat und besteht aus dem Glaskörper mit seinem Abscheidungsprodukt, der Linse; Linse und Glaskörper sind von einer Zone pigmentirter Hypodermiszellen resp. pigmentirter Cuticula umgeben.

Der innere Abschnitt dagegen bildet den percipirenden oder nervösen Theil des Auges, der sich hauptsächlich aus einer mächtigen Retina und einer viel dünneren Nervenfaserschicht, die proximal von ihr liegt, zusammensetzt. Die Oberfläche dieses Ab-

schnittes ist, mit Ausnahme des abgeplatteten medianen Theiles, von einer Membran (der Periretinalmembran Mark's) und ihrer dünnen zelligen Matrix umgeben. Da diese Membran nicht zwischen die Augen dringt, sondern am Rande der erwähnten Berührungsstelle beider Augen kontinuirlich von einem zum anderen Auge übergeht, so bilden die periretinalen und die oben genannte präretinalen Membranen beider Augen zusammen eine einzige Kapsel (die Retinalkapsel Mark's), welche die beiden Retinae sammt Nervenfaserschichten in einer gemeinsamen Hülle einschliesst. Auf der ventralen Seite ist die Kapsel von einer Anzahl Löcher durchbrochen, welche in zwei parallelen Reihen von gewöhnlich je acht angeordnet sind, durch deren jedes ein Sehnerv hindurchtritt.

II. Die Linse und die angrenzende Cuticula.

Die Linse ist bekanntlich eine verdickte, durchsichtige Partie der chitinösen Cuticula des Körpers. Ihre stark konvexen Flächen gehören, wie Grenacher sagt, Kugelflächen von ungleichen Radien an, und zwar übertrifft derjenige der äusseren den der inneren.

Die an die Linse angrenzende Cuticula lässt deutlich drei chitinöse Schichten erkennen, von denen die äusserste sehr dünn, stark lichtbrechend, homogen ist und sich nicht färbt. Die mittlere erscheint viel dicker und meist pigmentirt, besonders in der unmittelbar der Linse benachbarten Partie, welche dadurch wie eine breite dunkle Zone erscheint. Die mittlere Lage zeigt nur eine undeutliche Schichtung, während diese bei der innersten Lage sehr deutlich ausgeprägt ist.

Von diesen drei Schichten geht nur die äusserste unverändert bezüglich ihrer Dicke und sonstigen Beschaffenheit in die äussere Lage der Linse über; die mittlere und innere Schichten dagegen werden stark verdickt und bilden die Masse der Linse.

In der letzteren lassen sich diese beiden inneren Schichten nicht mehr von einander unterscheiden, zumal sie auch in ihrer Beschaffenheit jetzt sich ähnlich erweisen, indem sie mit Hämatoxylin sich intensiv färben, gerade so wie die weiche neugebildete Cuticula während der Häutung. Die Cuticula des Körpers nimmt sonst kaum eine Färbung an. Auch die Substanz der Linse ist gegen Reagentien weniger widerstandsfähig; so wird sie z. B. durch heisse Pikrinschwefel- und Pikrinsalpetersäure stark angegriffen, obwohl dies bei gewöhnlicher Cuticula durchaus nicht der Fall ist.

In der Cuticula finden sich zwei Arten von Porenkanälen, gröbere und feinere. Von diesen konnte ich die gröberen, ebensowenig wie Grenacher, in der Linse auffinden, obwohl sie Leidig (13, S. 434) beschreibt und abbildet. Die anderen Porenkanäle, welche äusserst fein sind und die ganze Dicke der Cuticula in grosser Anzahl durchsetzen, sind auch in der ganzen distalen Partie der Linse deutlich zu unterscheiden, dagegen konnte ich sie nicht im Centrum und in der proximalen Partie erkennen.

III. Glaskörper.

Zu der genauen Beschreibung, welche Grenacher vom Glaskörper giebt, kann ich nichts Neues hinzufügen. Er ist ein durchsichtiger Theil der Hypodermis, in welche er kontinuirlich übergeht.

Die kleinen Kerne liegen am proximalen Ende ihrer Zellen. Nur an der Grenze, wo der Uebergang in die Hypodermis stattfindet, verschiebt sich ihre Lage nach der Mitte und dem distalen Ende. Hier sind auch die Zellen pigmentirt und ihre Kerne erscheinen lang gestreckt. Dieser Ring von Pigmentzellen, der direkt unter der oben erwähnten Pigmentzone der Cuticula liegt, bildet mit der letzteren zusammen eine Pigmentwand, welche verhindert, dass die Lichtstrahlen auf anderem Wege als durch die Linse in das Auge eindringen.

Der Glaskörper umschliesst die proximale Fläche der Linse kapselartig. Am stärksten entwickelt ist er bei Platybunus, wo seine Dicke mehr als $^2/_3$ derjenigen der Linse beträgt. Bei Phalangium ist er ein halbes Mal so dick, bei den übrigen Genera dagegen beträchtlich dünner, etwa $^1/_5$ so dick, wie die Linse.

IV. Retina.

Die Retina liegt direkt unter dem Glaskörper, indem sie von ihm nur durch die präretinale Membran getrennt ist. Ihre distale Fläche ist also konkav und mit der inneren Wölbung der Linse koncentrisch.

Wie schon Grenacher (6) beschreibt, setzt sich die Retina aus einer einzigen Lage sehr langer Nervenendzellen zusammen, von denen eine jede an ihrem distalen Ende einen stark lichtbrechenden Körper, das Rhabdomer, abscheidet, an ihrem proximalen Ende dagegen, in dessen Nähe der Kern liegt, in eine Nervenfaser übergeht.

Während der distale, den Sehstab tragende Theil gerade und mehr oder weniger senkrecht zur proximalen Fläche des Glaskörpers steht, biegt der proximale Abschnitt der meisten Zellen allmählich nach der Stelle um, wo der zunächst befindliche Opticus durch die Retinalkapsel dringt.

Da diese Stellen nicht in der Sehachse liegen, sondern ventral von ihr, so erscheint die Retina in den meisten Fällen bilateralsymmetrisch gebaut, was ferner auch durch den Umstand bewirkt wird, dass der Breitendurchmesser zwischen der hinteren und vorderen Fläche grösser ist als zwischen der medialen (dorsalen) und lateralen Fläche. Ein zur Sehachse vertikal geführter Schnitt durch die Retina zeigt sie deshalb von ovalem Umriss.

Es dürfte nicht überflüssig sein zu bemerken, dass die bilaterale Symmetrie auf die Retina beschränkt ist und nicht für die Linse und den Glaskörper gilt, da diese letzteren und also auch die distale Fläche der Retina selbst völlig kreisförmig sind. Leiobunum rotun-

dum unterscheidet sich von den anderen Arten dadurch, dass bei der grössten Zahl der Retinazellen ihr proximaler Theil nicht nur ventralwärts, sondern auch nach vorn gekrümmt ist, wodurch die Retina asymmetrisch gebaut erscheint.

Als eine der wichtigsten und bemerkenswerthesten Eigenschaften der Retina ist die konstante Anordnung ihrer Elemente zu Gruppen (Retinulae) von je vier Zellen hervorzuheben, sowie die Vereinigung der Sehstäbe dieser vier Zellen zu einem einzigen Stück, dem Rhabdom, welches mithin aus 4 Theilen oder Rhabdomeren gebildet ist.

Die ganze Retina setzt sich aus diesen Retinulae zusammen, welche in direkter Berührung mit einander stehen, da keine Pigment- oder andere Zellen zwischen ihnen vorkommen.

1. Die Form der Retinulazellen.

Die Zellen einer Retinula sind immer so zu einander angeordnet, dass eine in der Achse liegt und von den anderen drei umgeben wird. Ich bezeichne die erstere als die centrale und die letzteren als die peripheren Zellen. Diese beiden Zellarten unterscheiden sich sowohl durch ihre Gestalt als auch durch den Bau ihrer Rhabdomere beträchtlich von einander.

Die peripheren Zellen sind die grössten und erscheinen in allen Regionen, das distale Ende ausgenommen, fast gleichmässig dick; nur am distalen Ende werden sie bei den meisten Arten etwas dünner oder (bei der Acantholophus-Gruppe) sogar zugespitzt. Sie sind prismatisch, fünf- bis sechsseitig oder etwas abgerundet und sind an ihrem proximalen Ende nicht durch den Kern aufgetrieben.

Die centrale Zelle dagegen variirt in den verschiedenen Abschnitten beträchtlich in ihrer Form. Da sie stets ihre Lage zwischen den drei peripheren Zellen beibehält, so nimmt sie im grössten Theil ihrer Länge ausser an den Enden eine dreiseitige Gestalt an. Der grösste Theil des nicht stäbchentragenden Abschnittes der Zelle ist (ausser bei Opilio) schlank, dreiseitig und halb so dick im Durchmesser wie die peripheren Zellen oder noch dünner. Am proximalen Ende aber ist sie durch den hier liegenden Kern stark aufgetrieben und fünf- bis sechsseitig. Auch gerade proximal vom Rhabdom verdickt sich die centrale Zelle beträchtlich und wird ungefähr ebenso dick wie die peripheren, behält aber ihre dreiseitige Form bei. In der Rhabdomregion werden die drei flachen Seiten konkav und bilden dann die drei Längsrinnen, welche um so tiefer werden, je mehr man sich dem distalen Ende nähert. In jeder Rinne liegt eine periphere Zelle. Bisweilen erstrecken sich diese Rinnen auch weiter proximalwärts vom Rhabdom.

Durch gelungene Maceration in Haller'scher Flüssigkeit kann man eine Anzahl von isolirten Retinulae erhalten, deren vier Zellen noch durch ihre Rhabdomere zusammenhängen.

Bei Opilio parietinus weicht die Gestalt der centralen Zelle von der typischen nur in so weit ab, als der Abschnitt zwischen Rhabdom und Kern nur wenig dünner ist als die peripheren Zellen und oft die Längsrinnen sich auf der ganzen Länge finden.

2. Der Sehstab-tragende Theil der Zellen und seine Beziehung zum Rhabdom.

Die centrale Zelle erzeugt ein axiales Rhabdomer, welches die seitliche Grenzfläche der Zelle an drei Stellen erreicht, nämlich am Boden jeder der Längsrinnen, um

hier mit den drei peripheren Rhabdomeren zu verschmelzen. Die Rhabdomere der peripheren Zellen dagegen liegen excentrisch, der centralen Zelle genähert und erreichen die Zellen-Oberfläche nur an einer Stelle, nämlich da, wo sie mit der centralen Zelle in Berührung kommen.

Durch diese Art von Rhabdombildung wird das Protoplasma der centralen Zelle in der Rhabdomregion in drei Plasmastränge getheilt, welche nur proximal vom Rhabdom zusammenhängen. Ein Querschnitt muss demnach genau ein Bild geben, als ob das Rhabdom von sechs Zellen umgeben wäre, wie es Patten (20) wirklich angenommen hat. In der That, wenn man solche Schnitte, wie die von Opilio oder die vom Acantholophus betrachtet, so ist es beim ersten Anblick wirklich schwer zu glauben, dass nur vier und nicht sechs Zellen vorhanden sind.

Durch zahlreiche Schnitte, welche ich durch das proximale Ende des Rhabdoms bei jeder der acht Arten führte, habe ich mich völlig überzeugt, dass es wirklich so ist, wie ich oben angegeben habe, dass nämlich drei von den scheinbaren Zellen nur die distalen Theile der centralen Zelle der Retinula sind. Besonders klar ist dies auf solchen Präparaten zu erkennen, auf welchen die Zellgrenzen sehr scharf hervortreten, wie es in dieser Region gewöhnlich der Fall ist.

Die drei Plasmastränge der centralen Zelle spielen jedenfalls eine nicht unwichtige Rolle in der Physiologie des Auges, da ihnen bei der Acantholophus-Gruppe hauptsächlich die Aufgabe zufällt, den Zugang des Lichtes zu den Rhabdomen zu reguliren. Ich werde sie deshalb ausführlich beschreiben.

Da jeder der Plasmastränge zwischen einem Rhabdom, zwei peripheren Zellen und einer angrenzenden Retinula liegt, so können wir vier korrespondirende Be-

grenzungsflächen unterscheiden, von denen drei stets vorhanden sind, die vierte dagegen mitunter fehlen kann.

Diese letztere ist diejenige, welche an das Rhabdom grenzt und deren Breite, wie später gezeigt wird, mit der Breite des centralen Rhabdomers an derselben Stelle übereinstimmt. Folglich ist bei solchen Arten, welche ein gut entwickeltes centrales Rhabdomer besitzen, diese Grenzfläche immer zu sehen, die Stränge sind mindestens vierseitig (niemals dreiseitig) und verhindern vollkommen, dass die drei peripheren Zellen einander berühren.

Bei der Acantholophus-Gruppe finden wir andere Verhältnisse. Hier ist das centrale Rhabdomer in der Mittelregion des Rhabdoms sehr reducirt und kann stellenweise sogar ganz fehlen. Ebenfalls verliert auf dieser gleichen Region jene Grenzfläche der Plasmastränge an Breite und verschmälert sich bis zu äusserster Feinheit oder sie verschwindet ganz. Im letzteren Falle stehen die Plasmastränge der centralen Zelle sogar nicht mehr in Berührung mit dem Rhabdom an der betreffenden Stelle, werden sehr fein und sind daher manchmal schwer zu erkennen. In beiden Fällen nehmen die Stränge an der betreffenden Stelle eine charakteristische dreiseitige Form an, indem sie mit scharfen Kanten versehen sind. Dadurch erinnern sie in der Gestalt sehr stark an den nicht rhabdomtragenden Abschnitt der centralen Zelle selbst.

Es verdient bemerkt zu werden, dass die Stränge der centralen Zelle in der Rhabdomregion in allen Fällen ohne Ausnahme an der Bildung der seitlichen Grenzfläche des ganzen distalen Abschnitts der Retinula Antheil nehmen, wie dünn sie auch sein mögen.

Auf Querschnitten durch den proximalen Abschnitt*)

*) Wie weiter unten (S. 23) erklärt wird, zerfällt das Rhabdom in einen proximalen und einen distalen Abschnitt.

des Rhabdoms können die Stränge der Centralzelle leicht daran erkannt werden, dass sie konstant in den Winkeln liegen, welche von den Strahlen des Rhabdoms gebildet werden, und hier viel dünner sind, als eine der peripheren Zellen. Bei Platybunus ist dieses letztere auch im distalen Abschnitt des Rhabdoms der Fall, indem die Plasmastränge bei dieser Gattung überall fast dieselbe geringe Dicke behalten. Bei allen anderen Formen indessen erscheint der distale Abschnitt der Stränge, welcher ungefähr ein Drittel des ganzen Stranges ausmacht, keulenförmig verdickt. Dadurch ist eine entsprechende Grössenabnahme der distalen Enden der peripheren Zellen bedingt.

Bei der Acantholophus-Gruppe ist dieser Process so in's Extreme gesteigert, dass die Grössenverhältnisse zwischen den beiden Zellarten genau entgegengesetzt sind denen, welche man in dem proximalen Abschnitt des Rhabdoms findet.

Da die distale Region aller Zellen intensiv pigmentirt ist, so folgt daraus, dass das äussere Ende des Rhabdoms, welches dem Lichte ausgesetzt ist, in einen Pigmentmantel eingehüllt ist. Derselbe gehört bei Platybunus hauptsächlich den peripheren Zellen an, bei Leiobunum und Phalangium findet er sich zur Hälfte in der centralen Zelle, zur Hälfte in den peripheren Zellen, während er in der Acantholophus-Gruppe fast völlig der centralen Zelle zukommt.

3. Bau des Rhabdoms.

Wie oben schon erwähnt wurde, tragen alle Zellen einer Retinula zur Bildung des Rhabdoms bei, indem jede ein Rhabdomer abscheidet; das der centralen Zelle aber unterscheidet sich beträchtlich im Bau und auch in der Beschaffenheit von denen der peripheren Zellen. Das centrale Rhabdomer färbt sich stets hellblau mit

Hämatoxylin, die peripheren dagegen entweder ganz dunkelblau oder theils dunkel, theils hellblau.

Frisch im Blute des Thieres untersucht, erscheinen die Rhabdome farblos. Ihre Länge variirt sehr in derselben Retina, die randständigen sind gewöhnlich kürzer, oft nur halb so lang als die mehr centralliegenden. Dieser Unterschied stimmt im Allgemeinen mit der Länge der Zellen überein und ist auf Grenacher's Figur 15 (6) gut zu erkennen.

Die Rhabdome können cylindrisch, abgeflacht oder mit drei oder weniger hohen Längsleisten versehen sein. Das letztere Verhalten ist das häufigste und in diesem Falle erscheint der Querschnitt dreistrahlig. In den vollkommeneren Augen (Platybunus, Phalangium), in denen der Glaskörper am stärksten entwickelt und sehr dick ist (vergl. Grenacher's Fig. 15) sind die Rhabdome klein, kompakter und sehr zahlreich, während sie bei den Arten mit weniger entwickeltem, relativ dünnem Glaskörper (Leiobunum, Acantholophus, Opilio, Oligolophus) sowohl relativ wie absolut grösser und weit weniger zahlreich sind und viel mehr die Tendenz zeigen, mittelst Leisten sich seitlich auszubreiten.

Bei allen Arten können wir einen distalen von einem proximalen Abschnitt unterscheiden.

Der distale Abschnitt differirt in seiner Gestalt und in seinem inneren Bau sehr auffällig von dem proximalen, weit grössern Abschnitt. Er beträgt gewöhnlich ein Drittel, bei Platybunus sogar nur ein Sechstel des ganzen Rhabdoms. Besonders charakteristisch ist für ihn die sehr unregelmässige und wechselnde Gestalt und Struktur, welche er nicht nur bei den verschiedenen Species zeigt, sondern sogar in der Retina eines und desselben Thieres erkennen lässt. Er ist in der That der am meisten der Variation unterworfene Theil des ganzen Rhabdoms.

Wie schon oben angeführt, lassen sich die von mir untersuchten Arten nach der Struktur des Rhabdoms in zwei natürliche Gruppen eintheilen, deren Angehörige ich jetzt zunächst charakterisiren und beschreiben werde.

A. Die Leiobunum-Gruppe.

Bei den Arten dieser Gruppe ist der proximale Abschnitt des Rhabdoms cylindrisch oder mehr oder weniger dreistrahlig. In derselben Retina zeigt er sich stets von sehr gleichmässiger Gestalt. Da die peripheren Rhabdomere sich überall in der ganzen Länge mit Hämatoxylin dunkelblau färben, so können sie leicht selbst am distalen Abschnitt des Rhabdoms erkannt werden. Die Rhabdome bleiben normaler Weise getrennt und treten nicht mit den benachbarten in Verbindung; nur hier und dort findet man bei allen Arten ein oder zwei Paare miteinander vereinigt.

Leiobunum rotundum Latr.

Diese Species ist zum Studium bei Weitem am besten geeignet, weil die beiden Arten von Rhabdomeren in besonders deutlicher Ausbildung vorhanden sind und sich sehr leicht in allen Regionen unterscheiden lassen. Es ist mir deshalb besonders bei dieser Art möglich gewesen, einen tieferen Einblick in den Bau zu gewinnen und damit einen Schlüssel zum Verständniss der weniger günstigen Formen zu erhalten.

Der proximale Abschnitt ist mit drei Längsleisten versehen, so dass er im Querschnitt deutlich dreistrahlig erscheint. Die Strahlen (oder Leisten) sind am höchsten nahe dem proximalen Ende und werden nach dem distalen Abschnitt zu niedriger. Sie sind hauptsächlich von den peripheren Rhabdomeren gebildet, und nur ein kleiner Theil von jedem kann auch vom centralen Rhabdomer herrühren. Das centrale Rhab-

domer ist durch die ganze Länge des Rhabdoms gut entwickelt. Nahe an seinem proximalen Ende ist es ungefähr einem der peripheren Rhabdomere an Grösse gleich, wird in der Mitte am dünnsten und nimmt dann gegen das distale Ende wieder an Umfang zu. Hierdurch unterscheidet es sich von den peripheren Rhabdomeren, welche proximal am dicksten, distal dagegen am dünnsten sind.

Der distale Abschnitt, welcher gewöhnlich seitlich komprimirt ist, verdankt seinen Unterschied im Bau hauptsächlich dem zunehmenden Umfange des centralen Rhabdomers unter entsprechender Abnahme der drei peripheren Rhabdomere. Dabei verschwinden einige der Leisten, welche von den letzteren gebildet werden. Diese Veränderung beginnt an der Grenze zwischen dem distalen und proximalen Abschnitt.

Obgleich die Rhabdome normal ganz getrennt sind, so kommt es doch hin und wieder vor, dass zwei benachbarte durch eine Brücke von Rhabdom-Substanz verbunden sind. Diese Verbindung ist fast stets auf den distalen Abschnitt beschränkt und entsteht durch das Zusammentreffen und Verschmelzen zweier Strahlen (Leisten), die natürlich dem centralen Rhabdomer angehören, da ja die der peripheren Rhabdomere in diesem Abschnitt sehr an Grösse reducirt sind. Ich habe in derselben Retina niemals mehr als fünf Paare von Rhabdomen gefunden, welche in dieser Weise vereinigt waren. Im proximalen Abschnitt sind solche Verbindungen viel seltener, und nur zwei Mal konnte ich einen derartigen Fall beobachten. In dem einen Fall wurde die Verbindung durch centrale, im anderen durch periphere Rhabdomere dargestellt.

Zuweilen findet man Retinulae mit einer überzähligen peripheren Zelle, so dass sie aus einer centralen und vier peripheren Zellen bestehen. Dieses

Vorkommniss liess sich in ein und derselben Retina selten an mehr als zwei oder drei Retinulae nachweisen.

Ich habe schon betont, wie leicht sich das centrale und die peripheren Rhabdomere bei dieser Species von einander unterscheiden lassen. Die Grenzlinie zwischen einer hell- und dunkelgefärbten Partie des Rhabdoms ist scharf und deutlich, und oft, besonders im proximalen Abschnitt, durch eine noch dunklere Färbung, als sie die peripheren Rhabdomere annehmen, ausgezeichnet. Sie stimmt in Bezug auf ihre Lage stets genau überein mit einer der Grenzen zwischen der centralen und den peripheren Zellen und erscheint als direkte Fortsetzung dieser Zellgrenze in das Rhabdom hinein. Dass dieses wirklich der Fall ist, lehrt ein Vergleich von zwei auf einander folgenden Schnitten, von denen der eine kein Rhabdom enthält, während der andere durch sein äusserstes proximales Ende geht.

Hier ist es völlig klar, dass die Grenzen zwischen den hell- und dunkelgefärbten Theilen des Rhabdoms zusammenfallen mit denen zwischen der centralen Zelle und den peripheren Zellen. Und wenn man weiter bedenkt, dass jene Fläche der Plasmastränge der Centralzelle, die dem Rhabdom anliegt, stets und in allen Regionen genau einer freien seitlichen Grenzfläche des hellgefärbten Theiles des letzteren entspricht, so kann kein Zweifel darüber obwalten, dass die hell- und dunkelgefärbten Theile des Rhabdoms von Leiobunum identisch sind mit den Rhabdomeren der centralen, bezw. peripheren Zellen.

Ich habe noch eines anderen Unterschiedes zwischen den Rhabdomeren zu gedenken, welcher sich in solchen Präparaten findet, die bei 45° C. in einer gesättigten alkoholischen Pikrinsäurelösung gehärtet sind (siehe S. 9). Ein Theil des Augenpigments wird durch die warme Flüssigkeit gelöst und färbt das ganze centrale

Rhabdomer tiefbraun oder fast schwarz, während die peripheren Rhabdomere fast farblos bleiben oder doch nur hellbraun werden.

Phalangium opilio L. und P. brevicorne C. K.

schliessen sich in Betreff des Baues ihrer Rhabdome ganz an Leiobunum an. Die Rhabdome sind aber gewöhnlich nicht mit so hohen Leisten versehen, wie bei letzterer Art. Sie sind mehr dreiseitig und kompakter, ein Umstand, der Hand in Hand geht mit ihrer geringeren Grösse und grösseren Zahl.

Der distale Abschnitt ist ganz ähnlich gestaltet wie bei Leiobunum und zeigt dasselbe Anwachsen des centralen Rhabdomers und entsprechend dieselbe Abnahme der peripheren Rhabdomere, indem die letzteren tief in die Substanz des centralen Rhabdomers eindringen.

Platybunus triangularis Herbst.

Hier sind die Rhabdome manchmal etwas dreiseitig, gewöhnlich indessen völlig cylindrisch, und der distale Abschnitt ist sehr kurz, indem er weniger als den sechsten Theil des ganzen Rhabdoms ausmacht. Die Rhabdome sind deutlich dreitheilig mit einer dunkel sich färbenden dreistrahligen Grenzlinie, welche die drei Theile scheidet. Das centrale Rhabdomer erscheint fast ganz unterdrückt und ist gewöhnlich nur am distalen Ende sichtbar, wo es in die Plasmastränge der centralen Zelle auswächst, wodurch dieses Ende etwas dicker erscheint und sich von dem übrigen Theil des cylindrischen Rhabdoms unterscheidet. Die Plasmastränge der centralen Zelle sind sehr fein und dünn und werden an ihrem äusseren Ende nicht verdickt. Das Rhabdom ist fast nur, auch im distalen Abschnitt, von peripheren Zellen umgeben, wodurch sich diese Species von allen übrigen unterscheidet.

B. Die Acantholophus-Gruppe.

Das charakteristische Merkmal dieser Gruppe besteht darin, dass der distale Abschnitt des Rhabdoms mit allen oder den meisten der benachbarten Rhabdome durch Brücken von Rhabdomsubstanz verbunden ist, so dass ein unregelmässiges Netzwerk auf der ganzen distalen Fläche der Retina entsteht. Der distale Abschnitt setzt sich aus dem centralen und den peripheren Rhabdomeren zusammen, doch färben sich die letzteren in diesem Abschnitt hellblau wie das erstere, weshalb eine scharfe Unterscheidung der beiden Arten von einander nicht möglich ist. Das Protoplasma sammt Pigment, welches dieses Ende umhüllt, gehört fast ganz der centralen Zelle an.

Den proximalen Abschnitt des Rhabdoms bilden fast ausschliesslich die sich dunkelblau färbenden peripheren Rhabdomere, da das centrale Rhabdomer hier nur sehr klein ist. Die Vielgestaltigkeit dieses Abschnittes ist charakteristisch, indem man in derselben Retina sowohl die dreistrahlige als auch die platte Form stets finden kann, wenn auch das Verhältniss, in welchem beide Formen vorkommen, bei verschiedenen Individuen derselben Species in weiten Grenzen variirt.

Wenn auch beide Formen in jedem Theil der Retina zu treffen sind, so findet man doch die abgeplatteten zum grössten Theil in der vorderen lateralen Region des Auges, die dreistrahligen dagegen am häufigsten in der gegenüberliegenden medialen hinteren Region. Ferner sind die meisten der abgeplatteten Rhabdome so gestellt, dass ihre breiten Flächen parallel mit der Transversalebene des Körpers liegen. Daher zeigen Schnitte, die rechtwinklig zu dieser Ebene geführt sind, von den Rhabdomen in der vorderen Region nur die schmalen Kanten derselben.

Opilio parietinus de Geer

besitzt grössere Rhabdome als irgend eine von den anderen von mir untersuchten Arten.

Der proximale Abschnitt der Rhabdome ist dimorph, bezw. trimorph. Er erscheint abgeplattet, von oblongem Querschnitt oder er zeigt drei Längsleisten und erscheint dann im Querschnitt dreistrahlig; endlich können auch nur zwei Leisten vorhanden sein, so dass der Querschnitt zweistrahlig erscheint. Die letztere Form leitet sich von der dreistrahligen durch Reduction eines Strahles ab, kommt aber im Ganzen seltener vor. Schliesslich kann dasselbe Rhabdom in verschiedenen Regionen des proximalen Abschnittes verschieden geformte Querschnitte zeigen.

Diese verschiedenen Formen sind in der Retina nicht in gleicher Zahl vorhanden, vielmehr schwankt dieselbe sehr. Bei einigen Augen sind bei weitem die meisten Rhabdome abgeplattet und nur wenige dreistrahlige werden im hinteren medialen Theil der Retina gefunden. Bei anderen Augen wieder ist das Gegentheil der Fall, indem die dreistrahlige Form stark überwiegt und die abgeplatteten nur in kleiner Anzahl im vorderen lateralen Theil zu finden sind. Ferner können beide Formen in ungefähr gleicher Zahl vorhanden sein und mehr oder weniger durcheinander gemischt liegen; oder aber das Vorkommen der abgeplatteten Formen beschränkt sich auf den vorderen lateralen Theil und das der dreistrahligen auf die hintere mediane Region der Retina.

Die Dicke der Rhabdome im proximalen Abschnitt ist überall fast dieselbe, und niemals sind sie in der Mitte, wie bei den anderen Species dieser Gruppe, eingeschnürt.

Sehr selten trifft man in diesem Abschnitt eine

Verbindung zwischen benachbarten Rhabdomen. In einem ganz besonderen Ausnahmefall allerdings war ungefähr die Hälfte aller Rhabdome in der Retina zu Gruppen vereinigt; dieses ist indessen ganz abnormal. In allen Fällen wurde die Verbindung durch die peripheren, niemals durch das centrale Rhabdomer hergestellt.

Der distale Abschnitt des Rhabdoms färbt sich ganz hellblau, ist völlig unregelmässig gestaltet und steht mit den anliegenden Rhabdomen mittelst Brücken von Rhabdomsubstanz, die sowohl von der centralen als auch von den peripheren Zellen erzeugt wird, in Verbindung.

Um einige Beispiele anzuführen, so kann die Bildung der Brücke durch zwei centrale Zellen veranlasst worden sein, und dann sind die beiden Rhabdome durch ihre centralen Rhabdomere verbunden. In anderem Falle wird die Brücke durch zwei periphere Zellen erzeugt und dann erfolgt die Verbindung durch periphere Rhabdomere. Endlich kann das centrale Rhabdomer eines Rhabdoms vereinigt sein mit einem peripheren eines anderen, wie es am häufigsten zu finden ist.

Auf diese Weise entsteht ein unregelmässiges Netzwerk von Rhabdomsubstanz, an deren Bildung alle Rhabdome in der Retina Antheil nehmen.

Die Zusammensetzung des Rhabdoms aus centralen und peripheren Rhabdomeren und die Lagenbeziehung derselben zu einander sind keineswegs so klar wie bei Leiobunum. Der proximale Abschnitt färbt sich zum grössten Theil dunkelblau und scheint fast ganz aus peripheren Rhabdomeren zu bestehen. Indessen bemerkt man gewöhnlich bei sorgfältiger Prüfung auf Querschnitten einige wenige schmale, hellblaue Querstreifen, welche von der anliegenden Fläche eines Plasmastranges der Centralzelle ausgehen und stets genau mit der letzteren in der Breite übereinstimmen. Von diesen

hellblauen Streifen sind niemals mehr als drei vorhanden. Sie können sich quer durch das Rhabdom erstrecken und mit zwei gegenüberliegenden Strängen der centralen Zelle in Verbindung treten, oder sie ziehen nur halb so weit, nur bis zur Mittellinie. Schnitte durch das äusserste proximale Ende zeigen, dass das centrale Rhabdomer wirklich vorhanden ist und sich hellblau färbt.

Erinnern wir uns nun an die Verhältnisse bei Leiobunum, wie sie besonders in solchen Schnitten dargestellt sind, wo das centrale Rhabdomer durch die sich eindrängenden peripheren Rhabdomere in zwei oder drei getrennte Stücke gespalten ist, wodurch die peripheren in direkte Berührung miteinander treten, — und denken wir ferner daran, dass die Breite des centralen Rhabdomers bei Leiobunum stets genau mit der anliegenden Fläche der Centralzelle übereinstimmt —, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die schmalen Streifen von hellblauer Substanz bei Opilio nichts anderes vorstellen als den Rest des stark reducirten centralen Rhabdomers.

Im distalen Abschnitt ist es ganz unmöglich, infolge der gleichmässigen Färbung die relative Grösse der beiden Arten von Rhabdomeren zu bestimmen. Dass aber beide sicher vorhanden sind, lehrt die Bildung der Brücken, wie oben gezeigt wurde. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird der grösste Theil des distalen Abschnittes vom centralen Rhabdomer gebildet, wie wir vielleicht aus der sehr starken Entwicklung der Centralzelle in diesem Abschnitt schliessen dürfen.

Acantholophus hispidus Herbst.

Bei dieser Art treffen wir wieder einen Bau, der dem von Opilio beschriebenen sehr ähnlich ist und nur in wenigen Punkten, die hier erwähnt zu werden verdienen, davon abweicht.

Eine neue Erscheinung bei dieser und den folgenden Arten ist die kegelförmige Gestalt des Rhabdoms, welche durch die allmähliche Verjüngung des proximalen Abschnittes gegen seine distale Region zu entsteht. Diese letztere Region, d. h. also jene, welche der Grenze zwischen dem proximalen und dem distalen Abschnitt nahe liegt, ist der dünnste Theil des ganzen Rhabdoms. Allerdings kommen beträchtliche Abweichungen vor, indem er manchmal äusserst dünn, manchmal (im Durchmesser) mehr als halb so gross als das proximale Ende ist.

Der proximale Abschnitt kann jede der oben für Opilio beschriebenen Gestalten besitzen. Ausser der dreistrahligen kommt durch Zurücktreten der Leisten eine sich oft findende dreiseitige Form zu Stande. Wenn beide in demselben Auge zusammen vorkommen, so ist die letztere Form immer im hinteren Theil der Retina zu finden, während die dreistrahlige sowie die abgeplattete Form vorzugsweise dem vorderen Theil zukommen.

Das centrale Rhabdomer ist ziemlich gut entwickelt am äussersten proximalen Ende, wo es leicht auf Querschnitten erkannt werden kann. Nach der Mitte zu nimmt es an Grösse sehr rasch ab, bis es zuletzt ganz verschwindet. In derselben Region kommen die äusserst feinen Plasmastränge der centralen Zelle in einiger Entfernung vom Rhabdom zu liegen, das hier natürlich ganz aus den peripheren Rhabdomeren besteht. Die peripheren Rhabdomere färben sich nicht überall dunkelblau in ihrem proximalen Abschnitt, sondern ein Theil im Centrum eines jeden Strahles erscheint gewöhnlich hellblau, fast wie das centrale Rhabdomer, ein Umstand, welcher zuerst bei der genauen Bestimmung der Grenzen des letzteren etwas Schwierigkeit bereitet.

Indessen eine Vergleichung solcher Präparate mit

anderen, welche mit gesättigter warmer alkoholischer Pikrinsäure behandelt sind, lässt leicht erkennen, dass nur jene hellblauen Streifen zum centralen Rhabdomer gehören, die den Strängen der centralen Zelle anliegen, während die anderen mit der feinen Mittellinie den peripheren Rhabdomeren zuzurechnen sind. Diese Verhältnisse werden später in dem Kapitel über die feinere Histologie des Rhabdoms genau erörtert werden.

Oligolophus palpinalis Herbst

schliesst sich hinsichtlich des Baues seiner Rhabdome an Acantholophus eng an. Das centrale Rhabdomer erscheint sogar noch mehr durch die peripheren im proximalen Abschnitt verdrängt, wo kaum eine Spur von ihm zu entdecken ist. In der hinteren Region der Retina sind die Rhabdome dreiseitig oder mehr oder weniger abgerundet, so dass der proximale Abschnitt hier eine konische Gestalt erhalten kann.

Oligolophus tridens C. K.

Bei dieser Art treffen wir wieder ganz dieselben Verhältnisse wie bei Opilio parietinus, nur mit dem Unterschiede, dass die Rhabdome kegelförmig sind. Bei einigen Individuen ist das Netzwerk von Rhabdomsubstanz nicht so vollkommen ausgebildet, wie bei den drei vorigen Arten, indem eine kleine Anzahl von Rhabdomen getrennt bleiben kann.

Aus den vorhergehenden Beschreibungen lässt sich unter anderen folgender Schluss ziehen: Das Rhabdom besteht bei allen Species aus zwei chemisch verschieden beschaffenen Theilen. Zu dem einen gehört das ganze centrale Rhabdomer und, bei der Acantholophusgruppe, auch der distale Ab-

schnitt der peripheren Rhabdomere, während der andere Theil bei der Leiobunumgruppe von den ganzen peripheren Rhabdomeren, bei der Acantholophusgruppe aber nur von ihrem proximalen Abschnitt gebildet wird.

Ferner ist der sich dunkelblau färbende Theil stets stark entwickelt und bildet den bei weitem grösseren Theil des proximalen Abschnittes des Rhabdoms. Dagegen variirt der sich hellblau färbende Theil des Rhabdoms sowohl in der Form wie in der Masse sehr, und er kann sogar stark reducirt sein (Platybunus). Er ist am stärksten entwickelt in dem distalen Abschnitt des Rhabdoms.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch auf eine bemerkenswerthe Analogie der Phalangidenaugen mit den Augen der Cephalopoden hinweisen, welche die auffallende Verbindung der Rhabdome zu einem unregelmässigen Netzwerk betrifft, wie sie in der Acantholophusgruppe vorhanden ist. Diese letztere Erscheinung steht im Bereiche der Arthropoden soweit bekannt ganz vereinzelt da. Dagegen findet sich merkwürdiger Weise bei den Cephalopoden eine ähnliche Erscheinung, wie von Grenacher (8) nachgewiesen wurde. Bei Octopus, Eledone und Sepia verschmelzen nämlich die gewöhnlich aus vier Rhabdomeren gebildeten Rhabdome in der Weise mit einander, dass in verschiedenen Regionen der Retina ein unregelmässiges Netzwerk von Rhabdomsubstanz zu Stande kommt, in dessen Maschen noch Protoplasma der zugehörigen Zellen liegt.

Von einer anderen merkwürdigen Analogie dieser Cephalopodenaugen mit den Spinnenaugen wird weiter unten (S. 57) noch die Rede sein.

4. Feinere Struktur des Rhabdoms.

Wenn wir einen Querschnitt durch eines der abgeplatteten Rhabdome von Opilio parietinus genauer prüfen und ihn mit einem ähnlichen Rhabdom, das man von der schmalen Seite sieht, vergleicht, so sehen wir dass es aus parallelen Schichten, in diesem Falle aus sechs, aufgebaut ist. Diese Schichten sind ihrerseits wieder dadurch, dass sie von feinen Linien oder Lamellen quer durchzogen werden, in Maschen oder Kästchen getheilt.

Die äussersten Schichten stehen an dem Seitenrande des Rhabdoms in kontinuirlicher Verbindung mit einander und können deshalb auch als eine einzige Schicht, welche die inneren Lagen umgiebt, angesehen werden. Die vier inneren Schichten verhalten sich in ganz gleicher Weise, d. h. sie gehen ebenfalls an den Seitenrändern in einander über. Ein so gebautes Rhabdom kann als eine Röhre mit einer dreischichtigen Wandung betrachtet werden, die seitlich so stark zusammengedrückt ist, dass ihr Lumen verschwindet*). Dieser Vergleich passt dadurch noch besser, dass oft infolge des Einwirkens der Konservirungsflüssigkeiten ein künstlicher Spalt gebildet wird, welcher die Wände der zusammengedrückten Röhre trennt.

Die einzige Zwischenlamelle, in der dieser Spalt auftritt und die das verschwundene Lumen der Röhre repräsentirt, werde ich die Mittellamelle oder Mittellinie nennen, zum Unterschiede von den Seitenlamellen oder Seitenlinien zwischen den drei

*) Dieser Vergleich dient lediglich zur Erleichterung der Beschreibung. Es soll keineswegs damit gemeint sein, dass das Rhabdom etwa einmal in seiner Entwicklung eine wirkliche Röhre darstellte.

Schichten, welche die Wandung der vermeintlichen Röhre bilden.

Wenn wir uns vorstellen, dass eine der abgeplatteten Wände nach aussen hin eine Längsfaltung erführe, so würden wir eine dreistrahlige Figur erhalten, welche genau in ihrem Baue mit einem dreistrahligen Rhabdom übereinstimmt. Man kann deshalb das letztere betrachten als eine Röhre, welche eine dreischichtige Wand hat und welche seitlich von drei verschiedenen Stellen her so weit zusammengedrückt wurde, bis ihr Lumen verschwand. Den Uebergang der einen Form in die andere kann man leicht bei einem und demselben Rhabdom von Opilio parietinus verfolgen.

Einen sehr ähnlichen Bau findet man bei allen anderen Species. Die wichtigsten Abweichungen betreffen die Zahl der die Wandung der „Röhre" bildenden Schichten. Gewöhnlich sind es drei, wie bei Opilio. Bei Leiobunum konnte ich hingegen nur zwei finden, die aber sehr klar und deutlich waren; nur zuweilen war hier und dort eine dritte sichtbar. Auch bei den Formen, wo man für gewöhnlich drei Schichten trifft, scheinen stellenweise nur zwei vorhanden zu sein.

In allen Fällen, wo neue Leisten (Strahlen) in einer Region des Rhabdoms gebildet werden, z. B. im distalen Abschnitt bei Leiobunum, heben sie sich durch eine einfache Faltung der zwei- resp. dreischichtigen Wandung der vermeintlichen Röhre, gerade so wie bei Opilio parietinus, ab.

Abgesehen von der Bildung von 4—6 Längsschichten, sind die kleinen Kästchen auch noch in Querschichten angeordnet, die durch Zwischenlamellen von einander getrennt sind. Diese Lamellen, die ich als Querlamellen oder Querlinien bezeichne, sind viel zahlreicher, aber weniger deutlich als die zwischen den Längsschichten liegenden Mittel- und Seitenlamellen.

Von der Seite gesehen, scheint sonach das Rhabdom aus einer Anzahl von über einander gelegenen Platten von der Dicke eines Kästchens aufgebaut zu sein. Die Querstreifung des Rhabdoms, die schon Patten gesehen hat, beruht auf den zwischen den Platten befindlichen Querlamellen.

Es muss besonders betont werden, dass, wenigstens im proximalen Abschnitt des Rhabdoms, die Grenzlinien zwischen den kleinen Kästchen durch die zwei- resp. dreischichtige Wand der „Röhre" in ganz geraden Linien von der äusseren Oberfläche bis zur Mittellamelle fortlaufend zu verfolgen sind. Weiter scheinen sie kontinuirlich in die Grenzlinien der gegenüberliegenden Wandung zu verlaufen, doch findet man zuweilen auch, dass sie mit jenen alterniren. Nach dem Mitgetheilten kann, meiner Ansicht nach, kein Zweifel sein, dass die kleinen Maschen in Wirklichkeit sechsseitige Kästchen sind und dass das Rhabdom mithin eine „Wabenstruktur" besitzt.

Die Waben oder Kästchen treten in allen Theilen des Rhabdoms hervor, sowohl in dem centralen wie in den peripheren Rhabdomeren. Bei dem verschiedenartigen chemischen Verhalten der Rhabdomere ist dies jedenfalls bemerkenswerth.

Die Anordnung der Waben im distalen Abschnitt des Rhabdoms bei der Acantholophus-Gruppe ist sehr schwer zu erkennen und scheint weniger regelmässig zu sein. Die Zahl der Längsschichten kann an sehr dicken Stellen jene im proximalen Abschnitt übertreffen.

Ich habe schon gelegentlich erwähnt (S. 33), dass bei verschiedenen Arten (z. B. Acantholophus) das Verständniss des Baues durch die Art und Weise, wie sich die peripheren Rhabdomere färben, erschwert wird. Auf diesen Punkt muss ich hier zurückkommen, denn die Wabenstruktur des Rhabdoms wird auch durch dieselbe

Färbungsweise theilweise unkenntlich gemacht. Wenn wir nun einen solchen Schnitt von Acantholophus mit einem anderen vergleichen, in dem nur das centrale Rhabdomer durch gelöstes Pigment gefärbt ist, so sieht man, wie bei dem ersteren die mittlere von den drei Schichten, welche die Wand der Röhre bilden, in den peripheren Rhabdomeren so dunkel gefärbt ist, dass ihre Wabenstruktur verwischt ist. Die äusseren und inneren Schichten dagegen sind fast ungefärbt geblieben, wie das centrale Rhabdomer. In anderen Rhabdomen derselben Retina kann die äussere Schicht ebenfalls tief gefärbt sein und nur die innere Schicht kann hell bleiben.

5. Struktur des Protoplasmas in den Retina-Zellen.

Der grösste Theil der Zelle ist mit Pigmentkörnern so dicht gefüllt, dass es durchaus nothwendig ist, dieselben zu entfernen, um eine Vorstellung von der feineren Struktur in der pigmentirten Region zu erhalten.

Das Protoplasma zeigt im optischen Schnitte einen ausgeprägten wabigen Bau von hell sich färbender Substanz. Die Maschen des Wabenwerkes sind, besonders in der distalen, am dichtesten pigmentirten Region der Zelle, ziemlich, wenn nicht ganz gleichmässig gross und gewöhnlich fünf- bis sechsseitig. In den Knotenpunkten des Wabenwerkes, in welchen in der Regel drei, seltener vier Seiten zusammentreffen, sammeln sich sehr häufig färbbare Substanzen an und zwar oft in beträchtlicher Menge. Die Knotenpunkte erscheinen dann viel dicker als die Seiten der Maschen. Solche Knotenpunkte, welche man besonders im proximalen Theil der Zelle trifft, geben dem Protoplasma bei minder genauer Betrachtung ein grobkörniges Aussehen. Bei eingehender Untersuchung bemerkt man jedoch, dass die Körner

durch feine, sich leicht färbende Linien zu einem scheinbaren Netzwerke verbunden sind. Die Maschen oder Waben ordnen sich dort in einer Reihe an, wo sie mit einer festeren Wandung, z. B. dem Rhabdom oder der Zellwand, in Berührung kommen (Bütschli's Alveolarschicht).

Untersucht man die Retinazellen auf Längsschnitten, so zeigt sich gewöhnlich derselbe Bau. Nicht selten freilich kommt es vor, dass die Waben eine Tendenz zeigen, sich in Längsreihen anzuordnen.

Eine kleinere oder grössere Anzahl Waben — je nach der betreffenden Region — enthält je ein sphärisches Pigmentkorn, das dieselbe Grösse hat und sie anscheinend völlig ausfüllt. Eine solche Wabe kann natürlich, wenn man will, als ein ein Pigmentkorn enthaltender Knotenpunkt betrachtet werden.

Bekanntlich ist es sehr schwierig, über die wahre Natur eines so gebauten Protoplasmas, wie ich es beschrieben habe, in's Klare zu kommen, ob es ein komplicirtes Netzwerk von feinen Fäden ist, oder ob es nur aus einer Menge von Bläschen oder Vakuolen besteht, die im optischen Schnitt nur das Vorhandensein eines Netzwerkes vortäuschen. Das letztere oder die Schaumstruktur, wie sie von Bütschli (3) beschrieben worden ist, scheint mir in unserem Fall die grösste Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. Sie erklärt am besten die allgemeinen Erscheinungen, welche ich oben beschrieben habe: die fünf- bis sechsseitigen Maschen, die verdickten Knotenpunkte, die Anordnung in Reihen längs der festeren Wände etc.

Für mich ist folgende Beobachtung maassgebend: Wenn man auf eine der Maschen mit dem Mikroskop genau eingestellt hat und dann den Tubus etwas hebt und senkt, so treten an Stelle der einen beobachteten Masche sehr oft drei andere Maschen, die genau über

bezw. unter ihr liegen, so dass der gemeinsame Knotenpunkt der drei Maschen mit dem Centrum der ersteren zusammenfällt.

Zu Gunsten der Ansicht, dass das Protoplasma ein Netzwerk von feinen Fäden ist, könnte angeführt werden, dass alle oben erwähnten Erscheinungen durch die Gegenwart einer grossen Anzahl von Pigmentkörnern hervorgerufen werden könnten, welche ebenso gross wie die Höhlungen der Maschen sind. Indessen findet sich genau derselbe Bau in jenen Regionen der Zellen, welche wenig oder kein Pigment enthalten, wovon man sich leicht an Schnitten überzeugen kann, aus denen das Pigment nicht entfernt worden ist.

Wenn wir nun die Wabenstruktur des Protoplasmas mit der des Rhabdoms in Vergleich ziehen, so finden wir eine auffällige Aehnlichkeit zwischen beiden. Ja die dem Rhabdom anliegende Alveolarschicht ist oft von der äusseren Kästchenschicht des Rhabdoms nur durch das starke Lichtbrechungsvermögen des letzteren zu unterscheiden. Es macht ganz den Eindruck, als wenn die Kästchen des Rhabdoms erstarrte Protoplasmawaben wären. Erstere sind natürlich, im Gegensatz zu den Plasmawaben, nicht unter einander beweglich.

6. Pigment der Retinazellen.

Die distale Region der Zellen ist vollständig pigmentirt, die proximale dagegen ist mehr oder weniger von Pigment frei. In der Rhabdomregion ist dasselbe besonders stark vertreten und, da es vor allem die Plasmastränge der centralen Zelle erfüllt, so kann man diese gewöhnlich auf Schnitten, aus denen das Pigment noch nicht entfernt ist, als intensiv schwarze oder braune Flecken, die in den Rinnen des Rhabdoms liegen, erkennen.

Es ist völlig sicher, dass echte Pigmentzellen, die kein Rhabdomer tragen, ganz fehlen.

Wie Stefanowska (25) schon beobachtet hat, sind die Pigmentkörner in der proximalen Region der Retina oft in Längsreihen angeordnet. Jedenfalls hängt dieses mit einer reihenförmigen Anordnung der Protoplasmawaben in dieser Region zusammen.

In frischem Zustande geprüft erscheint das Pigment bei Phalangium dunkelbraun mit einem Stich in's Röthliche, sowohl im durchscheinenden wie auch im reflektirten Licht. Bei allen anderen Gattungen ist es schwarzbraun, fast schwarz im durchscheinenden, und dunkelbraun mit einem Stich in's Röthliche im reflektirten Licht.

7. Die Kerne der Retinazellen.

Die Kerne finden sich sämmtlich in der proximalen Hälfte der Retina. Sie enthalten ein oder zwei Nucleoli und sind, je nach der Art, sehr wechselnd in ihrer Gestalt, bald sphärisch (Platybunus), bald länglich-oval (Opilio), am häufigsten aber ist die Gestalt eine ovale.

Zum Unterschied von den Kernen der centralen Zellen verursachen die der peripheren keine Anschwellung der Zellen. Bei Leiobunum liegen die Kerne der ersteren mehr proximal als die der peripheren Zellen derselben Retinula, und dies scheint auch bei den anderen Arten der Fall zu sein.

Ausser den gewöhnlichen Kernen kann man in der am meisten proximal gelegenen Region der Retina immer eine geringe Anzahl kleiner, mehr rundlicher Kerne finden, die wahrscheinlich, wenigstens in den meisten Fällen, centralen Zellen angehören, welche eine ungewöhnliche Länge erreicht haben. Freilich ist es sehr schwer, dies mit völliger Sicherheit nachzuweisen.

V. Nervenschicht und Nervi optici.

Wenn auch, wie die Entwicklung lehrt, die Retina invers gebaut ist, so verbinden sich doch die Nervenfasern mit dem proximalen Ende der Zellen, welches dem ursprünglich (vor der Inversion) freien, äusseren Ende entspricht. Die Zellen werden an diesem Ende hinter dem Kern sehr rasch dünner und gehen in die Nervenfaser über. Da ich diesem wichtigen Punkte besondere Aufmerksamkeit gewidmet habe, so kann ich diese Angabe mit absoluter Sicherheit machen.

Am besten studirt man die betreffenden Verhältnisse auf Präparaten, welche in warmen Flüssigkeiten konservirt oder in Haller'scher Flüssigkeit macerirt sind. Die Axencylinder sind oft so gut konservirt, dass die Querschnitte durch einen jeden sofort erkannt werden können, doch ist es mir niemals gelungen, eine Faser zu entdecken, welche zwischen den Zellen aufwärts zieht und sich irgendwo an der distalen Seite vom Kern anheftet.

Die Nervenfasern bilden eine Schicht, welche der proximalen Fläche des Retinazellenlagers aufliegt und welche nahe der Mitte am dicksten ist, gegen die Peripherie zu aber äusserst dünn und daher schwer zu erkennen ist. Alle Fasern nehmen ihren Weg zu dem nächsten optischen Nerven und treten noch innerhalb der Retinalkapsel zu kleineren Bündeln zusammen, von denen ein jedes von einer cellulären Scheide eingeschlossen wird.

Während ihres centripetalen Verlaufes vereinigen sich kleinere Bündel zu grösseren und gehen zuletzt durch die Löcher, welche sich in der Retinalkapsel an der ventralen Seite finden, in ebensoviele Sehnerven

über, wie Löcher vorhanden sind. Jeder Sehnerv theilt sich bei seinem Eintritt in das Auge in zwei Hauptäste, die eine dorsale bezw. laterale Richtung nehmen und nach den anliegenden Retinazellen auf ihrem ganzen Wege Fasern abgeben.

In der Regel sind acht Nerven für jedes Auge vorhanden, doch kommen Abweichungen vor, und bei einigen Individuen kann sich ihre Zahl bis auf fünf vermindern. Da sie sich auf ihrem Wege zum Gehirn untereinander vereinigen, so wird ihre ursprüngliche Zahl schliesslich bis auf die Hälfte oder auf noch weniger reducirt. Ihr weiterer Verlauf im Gehirn ist von St. Remy (23) beschrieben worden.

Die Scheide der Sehnerven und diejenige der innerhalb der Retinalkapsel befindlichen Bündel mit ihren Kernen bleibt stets auf die Peripherie beschränkt. Somit fehlen jegliche innere Scheiden, welche den Nerven oder das Bündel in sekundäre Bündel theilen. Die kleinen ovalen oder länglichen Kerne veranlassen in der Wand der Scheide eine Verdickung und sind leicht von den mehr rundlichen, viel grösseren Kernen der Retinazellen zu unterscheiden. Zuweilen trifft man auch ähnliche Kerne zwischen den Opticusnervenfasern.

Obwohl der Nachweis, dass die peripheren Zellen je in eine Nervenfaser übergehen, nicht sehr schwer ist, so ist er doch nicht so einfach für die centrale Zelle. Ich habe versucht, mir dadurch über diesen Punkt Gewissheit zu schaffen, dass ich die Zahl der Nervenfasern in den optischen Nerven mit der Zahl der Rhabdome in demselben Auge verglich.

Wenn es auch mühsam ist, so ist es doch durchaus möglich, die genaue Zahl der Rhabdome zu ermitteln, indem man in der oben (S. 12) beschriebenen Weise Zeichnungen einer lückenlosen Serie von Schnitten, aus denen das Pigment nicht entfernt ist und welche die

Sehachse genau quer durchschnitten haben, miteinander vergleicht. Die Nervenfasern lassen sich ebenfalls zählen, wenn auch nicht mit solcher Genauigkeit.

Dies geschieht am besten auf Querschnitten von Nervi optici, die in warmen Flüssigkeiten gehärtet und mit Hämatoxylin gefärbt sind. Auf ihnen erscheint jeder Achsencylinder wie ein heller, farbloser Raum auf blauem Grunde. Die Vertheilung der Fasern eines Auges auf acht Nervi optici, deren jeder 60—400 Fasern enthält, vereinfacht die Zählung bedeutend.

Das Resultat der Zählung ergab für ein linkes Auge von Acantholophus genau 588 Rhabdome, während die acht Nervi optici desselben Auges bei demselben Individuum annähernd 2449 Fasern enthielten. Würden alle Zellen in einer Retinula innervirt, so würde die Gesammtzahl von Fasern 4 mal 588 = 2352 ergeben, welche Zahl sehr gut mit der gefundenen (2449) übereinstimmt. Die letztere Zahl übertrifft zwar um 97 Fasern die wirkliche Zahl, d. h. es ist ein Irrthum von nur 4,1 Procent vorhanden, indessen kommt er nicht in Betracht, wenn man bedenkt, dass, wenn nur die peripheren Zellen innervirt würden, die Zahl der Fasern nur 3 mal 588 = 1764 betragen müsste, also um 685 hinter der gefundenen zurückbleiben würde.

Hier mag einer etwas überraschenden Uebereinstimmung in der Zahl der Rhabdome, welche ich bei verschiedenen Augen von Acantholophus hispidus fand, gedacht werden. Das oben erwähnte linke Auge besass 588 Rhabdome, und in dem rechten Auge desselben Individuums erhielt ich dieselbe Zahl 588. In dem Auge eines anderen Individuums zählte ich 587, also nur ein Rhabdom weniger. Diese Zahlen sind überdies sehr genau, nicht nur annähernd bestimmt, so dass ein etwaiger Irrthum höchstens ein Rhabdom mehr oder weniger betragen kann.

VI. Die Retinalkapsel und das zwischen ihr und den Schichten der Retina und der Nervenfasern liegende Gewebe.

Die Retinalkapsel, auf welche schon zu verschiedenen Malen Bezug genommen wurde, ist eine Membran von beträchtlicher Festigkeit, wie man sich leicht auf Präparaten, die kurze Zeit in Haller'scher Flüssigkeit macerirt wurden, überzeugen kann. Sie schliesst alles Gewebe beider Augen ein, welches proximal vom Glaskörper liegt.

Der Name präretinale Membran ist von Graber (5) jenem Theil der Retinalkapsel gegeben worden, welcher zwischen Glaskörper und der Retina liegt. Sie trennt diese letzteren, doch hält sie dieselben gleichzeitig auch zusammen, weil die Zellwände beider Schichten fest mit ihr verbunden sind. Diese Membran ist jedenfalls eine Folge der Verwachsung der die Zellen jederseits von ihr begrenzenden Zellwände. Niemals enthält sie Kerne.

An ihrem Rande ist die präretinale Lamelle rechtwinklig umgeschlagen und geht in die periretinale Membran über, welche die periphere Fläche und einen Theil der basalen Fläche des Augenbulbus bedeckt. Der inneren Seite dieser Membran liegt eine besondere zellige Matrix an. Da die Hypodermis eine beträchtliche Strecke mit der peripheren Wand des Augenbulbus in Berührung steht, so verschmilzt die periretinale Membran in dieser Region mit der Basalmembran der Hypodermis. Diese beiden Membranen schliessen gewöhnlich eine Anzahl von Tracheen zwischen sich ein und trennen sich in der Nähe der basalen Fläche des Auges.

Der Raum zwischen der periretinalen Membran und der Schicht der Retinazellen, sowie der Nervenfasern

wird von der dünnen zelligen Matrix der Membran eingenommen. Der distale Theil der Matrix, welcher zwischen dem doppelten Theil der Periretinalmembran und den randständigen Retinulae liegt, setzt sich aus zwei bis drei Schichten von langen, etwas komprimirten, prismatischen Zellen zusammen, welche mit den randständigen Retinazellen parallel verlaufen, fast ebenso lang sind und langgestreckte, abgeplattete Kerne besitzen. Diese Zone ist dicker wie der übrige Theil der Matrix und bildet, da sie gewöhnlich sehr intensiv pigmentirt ist, eine ringförmige Pigmentzone, welche alle Retinulae wie ein Fassreifen umspannt. Bei Platybunus sind die Zellen dieser Zone statt mit Pigment mit kleinen, glänzenden Krystallen, und bei Phalangium brevicorne zum Theil mit Pigment, zum Theil mit Krystallen erfüllt.

Der Rest der Matrix, welcher zwischen der periretinalen Membran und der Nervenfaserschicht liegt, ist äusserst dünn, mit wenigen langgestreckten Kernen versehen. Er kann Pigment oder Krystalle enthalten, aber auch stellenweise von beiden frei sein.

Schon oben habe ich erwähnt, dass die periretinale Membran des einen Auges direkt in die des anderen übergeht, ohne zwischen dieselben einzudringen. Hierdurch ist in der ventralen Region zwischen der Kapsel und den beiden Nervenfaserschichten ein beträchtlicher Raum freigelassen, der gewöhnlich von dreieckiger Gestalt und mit einem besonderen faserig lockeren Gewebe erfüllt ist. In ihm finden sich neben zahlreichen Kernen gewöhnlich Glanzkrystalle in grosser Menge, besonders in dem Theil, welcher dem vorderen Körperende zunächst liegt.

In der Medianebene des Körpers scheinen die Nervenfaserschichten beider Augen in direkter Berührung miteinander zu stehen; nur hier und dort trifft man vereinzelte, sehr abgeplattete Kerne.

Die oben erwähnten Glanzkrystalle, welche man in der Matrix findet, sind sehr kleine, kurze, eckige Stäbchen von gelblicher Färbung in durchscheinendem Licht. Im reflektirten Lichte schillern sie prachtvoll golden, grün und roth, wie jene des Tapetums bei den Spinnen. Ausserdem trifft man sie in grosser Menge in den Hypodermiszellen und oft auch in anderen Geweben (Fettkörper), wie es von Leydig (13, S. 384) des Genaueren beschrieben ist.

VII. Litteraturübersicht.

Schon Tulk (1843 No. 27) kannte die Thatsache, dass die beiden Augen der Phalangiden mit einander verbunden sind. Ferner beschreibt er und bildet (Fig. 32 Pl. V) ein Paar Muskeln ab, welche jederseits unter den Augen verlaufen und eine Verschiebung des Augeninhalts ermöglichen sollen.

In der That fand ich verschiedene Längsmuskeln, welche auf der lateralen Seite der Nervi optici dicht unterhalb der Augen vorbeilaufen. Sie verbinden sich aber nicht mit den Augen, sondern setzen sich einerseits an der Cuticula unmittelbar hinter dem Augenhöcker und andererseits am oberen Rande der Basen der Cheliceren fest. Ohne Zweifel sind dies, wie schon Grenacher erwähnt, die Muskeln, welche Tulk gesehen hat.

Leydig (1855 No. 13) beschreibt bei Phalangium ein aus zerstreuten Flitterchen gebildetes Tapetum, welches sich am Augengrund ausnimmt „wie Sterne am dunkelen Firmament“ (S. 439). In seiner Figur 21 bildet Leydig die Verhältnisse ab. Das Tapetum be-

steht aus Kügelchen, die grösser sind als die Pigmentkörner. Es ist mir niemals möglich gewesen, bei irgend einer Species etwas einem solchen Tapetum Entsprechendes aufzufinden; auch Grenacher erwähnt nichts davon.

Leydig giebt ferner eine schöne Figur (No. 15, Taf. VIII, Fig. 2), welche die Beziehungen des Auges und Gehirns zu einander zeigt.

Die sehr genaue Beschreibung Grenacher's (1879 No. 6) von dem Verhalten der Linse und des Glaskörpers kann ich in allen Punkten bestätigen. Dagegen kann ich seiner Darstellung über den Bau der Retina nicht ganz beistimmen. Er sagt: Die hinter dem Glaskörper gelegene Retina besteht aus einer einzigen Zellenlage. Die Elemente derselben sind stark verlängert, von vorn bis hinten mit Pigment erfüllt und im frischen Zustand mehr cylindrisch als nach der Erhärtung, wo sie ziemlich spindelförmig werden. An ihrem Vorderende ist ihnen je ein Stäbchen eingelagert, und an ihrem hinteren Ende treten sie mit dem Nervus opticus in Zusammenhang. Die Kerne liegen hinter der Mitte und verursachen das spindelförmige Aussehen der Zelle durch ihre Auftreibung. Die spindelförmigen Stäbchen lassen sich etwa mit einem Getreidekorn vergleichen. Bei Längsansichten zeigen sie eine sehr feine Längslinie, welcher oft leichte Einkerbungen an den abgerundeten Enden entsprechen. Die Stäbchen bestehen aus drei gleich grossen, der Länge nach an einander gekitteten Segmenten, sodass der Querschnitt ein Kleeblattähnliches Aussehen zeigt.

Aus dem Mitgetheilten kann man ersehen, dass meine Darstellung von derjenigen Grenacher's in einem sehr wesentlichen Punkte abweicht, obwohl ich ganz besonders hervorheben möchte, dass die von Grenacher gegebene Darstellung vom Bau des Auges im Uebrigen

eine sehr naturgetreue ist. Der erwähnte Differenzpunkt besteht darin, dass nach Grenacher jedes dreitheilige Stäbchen nur einer einzigen Zelle zugehört, die Zellen der Retina gleichwerthig und nicht in Gruppen oder Retinulae angeordnet sind, dass dagegen nach meinen Beobachtungen jedes solche „Stäbchen" in Wirklichkeit ein Rhabdom ist, d. h. eine Gruppe von vier Zellen, welche zusammen eine Retinula bilden.

Die von Grenacher untersuchte Art, Phalangium opilio, ist allerdings wegen der Kleinheit der betreffenden Elemente weit weniger günstig für die Untersuchung als Leiobunum und Opilio parietinus, an welchen ich meine Beobachtungen zuerst gemacht habe.

Patten (1886 No. 19) fand gelegentlich seiner ausgedehnten Untersuchungen, dass die Retina der Mollusken und Arthropoden sowohl bei den Stemmata, wie bei den facettirten Augen sich aus kreisförmig angeordneten Gruppen von pigmentirten Zellen zusammensetzt, die central liegende Zellen umgeben, welche letztere durch konstante Merkmale im Bau ausgezeichnet sind. Diese letzteren Zellen nennt er „Retinophoren". Ihrer sind stets zwei oder mehr vorhanden, die allerdings miteinander verschmelzen können, wobei der Kern der einen degenerirt. Die Sehstäbe werden von diesen erzeugt und haben somit stets die Natur eines Rhabdoms. Sowohl die farblosen Zellen, als auch die Theile der Sehstäbe schliessen eine axial, ursprünglich intercellulär gelegene Nervenfaser zwischen sich ein. Diese Gruppen von pigmentirten und farblosen Zellen, welche Patten mit einem früher etwas anders gebrauchten Namen als „Ommatidia" bezeichnet, sollen, wie er glaubt, die Strukturelemente der meisten, wenn nicht aller Augen sein.

Bei seinen Untersuchungen über das Auge von Phalangium (20) findet er nun auch, dass die Retina

dieser Form nach demselben Schema gebaut ist. Sie soll aus wohlentwickelten „Ommatidia“ bestehen, von denen jedes sich aus wenigstens neun Zellen zusammensetzt. Das Centrum eines jeden „Ommatidiums“ wird von drei Retinophoren gebildet, die je einen Sehstab tragen, welcher am proximalen Ende in eine Spitze ausläuft. Die drei Sehstäbe vereinigen sich mittelst ihrer axialen Flächen zu einem konischen Körper, so dass man auf Querschnitten das Bild einer T-förmigen oder dreistrahligen Figur erhält, deren Arme eingekerbt sind. Die drei Sehstäbe verlängern sich proximal in drei dünne Fäden, die in einer zarten Röhre eingeschlossen sind, welche ihrerseits durch Verwachsung der proximalen Enden der farblosen Retinophoren gebildet wird. Die genannten Fäden stehen in Zusammenhang mit einer axialen Nervenfaser, welche durch die Röhre in das Centrum des Kegels (Rhabdoms) übergeht. Die Kerne der Retinophoren, d. h. der drei farblosen centralen Zellen sind wahrscheinlich über dem distalen Ende der Sehstäbe gelegen, wenn auch Patten diesen Punkt nicht mit Bestimmtheit festgestellt hat. Die Retinophoren sind von sechs, in zwei Kreisen angeordneten pigmentirten Zellen umgeben. Der äussere und innere Kreis besteht aus je drei Zellen. Diejenigen des äusseren sind schmal und liegen in den Rinnen des Kegels (Rhabdoms). Die Kerne haben ihre Lage gegenüber der Mitte desselben, aber sie sind kaum zu erkennen. Die proximalen Enden der Zellen laufen in lange hyaline Fäden aus. Die drei Zellen des inneren Kreises sind dagegen viel grösser und sind den Leisten des Rhabdoms angelagert. Ihre grossen ovalen Kerne liegen proximal von den inneren Enden der Sehstäbe und scheinen beim ersten Anblick die einzigen Kerne zu sein, welche in der Retina vorhanden sind.

Henking (1888 No. 9) machte einige Beobach-

tungen über die Linse während der Häutung. Das weiche Material für die zukünftige neue Linse wird bereits unter der gelockerten alten Linse abgeschieden und ist anfangs nach aussen konkav, entsprechend der gekrümmten Unterseite der alten Linse. Diese Angaben Henking's kann ich auch bestätigen.

VIII. Ueberblick über die Entwickelung der verschiedenen Theile des Auges.

Da ich schon in meiner vorläufigen Mittheilung (22) eine kurze Uebersicht über die Entwickelung des Auges von Leiobunum rotundum gegeben habe und dieselbe später ausführlich zu behandeln gedenke, so werde ich hier nur so viel wiederholen, als zum Verständnisse der genetischen Beziehungen der Theile zu einander nothwendig ist.

Die Augen entstehen aus einem Paar ektodermaler Taschen am Kopfsegment des Keimstreifens, welche durch einen komplicirten Faltungsprocess sich bilden, anfangs mit einem Lumen versehen und von einander vollständig getrennt sind. Später werden sie völlig von der Hypodermis abgeschnürt, bleiben jedoch mit ihr immer in Berührung. Bald rücken sie mehr und mehr in der Medianebene zusammen.

Die äussere Wand jedes Sackes wird sehr dick und gleichzeitig wird sie in das Innere des Sackes eingestülpt, so dass das Lumen des letzteren vollständig verschwindet. Diese verdickte Wand giebt der Retina den Ursprung. Ihre Zellen ordnen sich in einer einzigen Schicht an und bilden zuletzt die Rhabdomere an ihrem

jetzt distalen Ende, welches indessen dem ursprünglich (vor der Inversion) inneren basalen Ende entspricht. Die Nervenfasern haben ihre definitiven Ansatzpunkte an dem entgegengesetzten proximalen, dem Lumen zugekehrten Ende, welches dem ursprünglich freien, äusseren Ende der Zellen gleich ist. Indessen erzeugen nicht alle Zellen der äusseren Wand des Sackes Rhabdomere, sondern die randständigen, welche eine zwei bis drei Zellen dicke Zone bilden, werden sehr intensiv pigmentirt und geben dem periretinalen Pigmentring den Ursprung, welcher, wie oben beschrieben wurde, einen Theil der Matrix der periretinalen Membran bildet.

Die proximale innere Wand des Sackes, welche niemals besonders stark sich verdickt, bleibt an den meisten Stellen sehr dünn und aus ihr geht erstens der dünnste Theil der Matrix hervor, welcher zwischen der periretinalen Membran und der Nervenfaserschicht liegt, ferner das ein Dreieck bildende, faserig-lockere Gewebe auf der Ventralseite zwischen den beiden Augen, und wahrscheinlich entstehen aus ihr auch die langgestreckten Kerne, welche sich zwischen der Nervenfaserschicht der beiden Augen in der Medianebene finden.

Jener Theil der Hypodermis, welcher direkt über der Retina liegt, erfährt auch eine Verdickung und wird zum Glaskörper, der an seiner distalen Wand die cuticulare Linse abscheidet. So ergiebt das Resultat, dass die Augen der Phalangiden dreischichtige inverse Augen ektodermalen Ursprungs sind.

IX. Vergleichung der Phalangidenaugen mit denen der Arachniden im Allgemeinen.

Wenn wir die Augen der Phalangiden mit denen der übrigen Arachniden, so weit sie bis jetzt untersucht sind, vergleichen, so finden wir, dass sie mit den Augen der Skorpione noch am ehesten übereinstimmen.

Die Skorpione besitzen bekanntlich ein Paar Mittelaugen und mehrere Paare von Seitenaugen. Die letzteren sind nach den übereinstimmenden Angaben von Lankester und Bourne (12) sowie G. H. Parker (18), die ich bestätigen kann, einschichtig und bilden nur einen besonderen Theil der Hypodermis, so dass sich die Retina in direkter Kontinuität mit der Linse befindet. Sie entstehen nach Parker durch eine einfach grubenförmige Einsenkung des Körperepithels, ohne dass eine Inversion der Retina erfolgt.

Diese Augen haben kein Homologon bei den Phalangiden und kommen deshalb für uns nicht in Betracht. Die Mittelaugen dagegen, welche einen ganz anderen Bau zeigen, sind ohne Zweifel den Phalangidenaugen homolog.

Die Entwickelung der Mittelaugen verläuft nach den Untersuchungen von G. H. Parker (18) in ganz ähnlicher Weise wie bei den Augen der Phalangiden und stimmt, in vielen Punkten sogar bis in's Einzelne mit diesen überein. Die Mittelaugen der Skorpione entstehen ebenfalls aus drei Schichten, von denen die äussere den Glaskörper und die mittlere die invertirte Retina bildet, während aus der inneren eine dünne postretinale Pigmentschicht hervorgeht. Die letztere fungirt als Matrix für einen Theil der Retinalkapsel, welche genau so wie bei den Phalangiden die Retinae beider Augen in einer gemeinsamen Hülle einschliesst.

Da es zu weit führen würde, alle Ansichten, welche über den Bau der Retina der Mittelaugen bei den Skorpionen geäussert worden sind, zu diskutiren, so werde ich mich nur an die genaueren Untersuchungen von Lankester und Bourne (12) und von Parker (18) halten, zumal ich deren Angaben für Euscorpius bestätigen kann.

Die Retina besteht aus Retinulae, von denen sich jede aus fünf Zellen, die in einem Kreise angeordnet sind, zusammensetzt. Jede Zelle producirt seitlich ein rinnenförmiges Rhabdomer, welches aber ihr distales Ende nicht erreicht. Die Rhabdomere vereinigen sich in jeder Retinula zu einem mit fünf Längsrinnen versehenen Rhabdom, wodurch dieses auf dem Querschnitt fünfstrahlig erscheint. Der distale Theil der Retinazelle ist dicht pigmentirt, während der proximale Theil den Kern enthält und in die Nervenfaser übergeht. Bei Centrurus fand Parker zwischen den Retinulae in der distalen Region besondere keulenförmige Pigmentzellen, welche in der Rhabdomregion sehr fein und fadenförmig werden und in der proximalen Region, wo der Kern liegt, wieder an Grösse zunehmen. Ganz ähnliche Pigmentzellen habe ich auch bei Euscorpius finden können. Lankester und Bourne beschreiben zwar bei Androctonus äusserst feine Pigmentzellen zwischen den Retinulae im distalen und mittleren Abschnitt derselben, indessen sind bei Buthus nach Grenacher (7), bei Centrurus nach Parker (18), sowie bei Euscorpius nach Lankester und Bourne (12) und nach mir in der distalen Hälfte der Retina gar keine Kerne zu finden. Zwischen der Retina und der postretinalen Pigmentschicht befindet sich eine Lage von Nervenfasern, die gerade so wie bei den Phalangiden zu zahlreichen Bündeln innerhalb der Retinalkapsel vereinigt sind.

Dieses mag genügen, um die Homologie zwischen

den Mittelaugen der Skorpione und den Phalangidenaugen zu zeigen. Die Hauptunterschiede liegen in der Abwesenheit einer centralen Zelle, im Bau der Retinulae und in dem Vorhandensein von echten, interretinulären Pigmentzellen bei den Skorpionen. Ich möchte aber die Aufmerksamkeit auf die Aehnlichkeit lenken, welche zwischen den Plasmasträngen der centralen Zelle in der Acanthologhusgruppe und dem keulenförmigen distalen Abschnitt der Pigmentzellen bei Centrurus und Euscorpius besteht, ohne damit natürlich eine Homologie zwischen ihnen behaupten zu wollen.

Bei den echten Spinnen (Araneae), wo ein ähnlicher Dimorphismus der Augen, wie bei den Skorpionen, schon längst durch Grenacher (6) bekannt geworden ist, unterscheidet man die vorderen Mittelaugen oder Hauptaugen[1]) von den übrigen sogenannten „Nebenaugen“[1]) (vorderen Seitenaugen und hinteren Augen).

Die Nebenaugen sollen nach Locy (16) nach ihrer Entwickelung inverse Augen sein, doch konnte Mark (17), der die Präparate von Locy daraufhin weiter untersucht hat, diese Angabe nicht mit Sicherheit bestätigen, wenn er auch den inversen Bau für den wahrscheinlichsten hielt. Erst Kishinouye (10) konnte beweisen, was schon Patten vorher behauptet hatte, dass die Nebenaugen durch eine becherförmige ektodermale Einsenkung entstehen. Der Boden der letzteren wird zur Retina, die keine Spur einer Inversion zeigt. Diese Angaben Kishinouye's habe ich früher schon bestätigt (Korschet und Heider No. 11, S. 597).

Durch anatomische Untersuchungen ist ferner Bertkau (1) zu dem Schluss gekommen, dass die Nebenaugen inverse Augen seien, obwohl er dieses nicht mit völliger Sicherheit beweisen konnte. Diese Verhältnisse

---

[1]) So von Bertkau (1) genannt.

habe ich ebenfalls eingehend untersucht und kann im Gegensatz zu Bertkau die älteren Angaben Grenacher's über die Nebenaugen in allen wichtigen Punkten völlig bestätigen.

Die Hauptaugen (vordere Mittelaugen) der Spinnen dagegen sind nach den übereinstimmenden Angaben von Locy (16), Mark (17) und Kishinouye (10) inverse Augen und aus drei Schichten gebaut. Es kann deshalb nicht zweifelhaft sein, dass diese den Phalangidenaugen homolog sind.

In der Retina der Hauptaugen kommen ausser den eigentlichen Sehzellen noch echte Pigmentzellen vor. Die Sehzellen sind nach Grenacher und Bertkau nicht in Retinulae angeordnet, besitzen einen im proximalen Theil gelegenen Kern und gehen am proximalen Ende in die Nervenfaser über. Letzteres Verhältniss ist ganz so wie bei den Phalangiden und den Skorpionen. Während ich dies auch für einige Spinnen (Attiden) bestätigen kann, habe ich bei den meisten Dipneumones gefunden, dass der Nerv sich nicht am proximalen Ende, sondern in der Mitte der Retinazelle ansetzt.

Eine Verbindung zwischen den am distalen Ende gelegenen Stäbchen benachbarter Zellen ist bis jetzt nicht beschrieben worden. Ich habe indessen bei einer grossen südamerikanischen Vogelspinne, sowie bei vielen Dipneumones eine echte Rhabdombildung gefunden, welche einen Typus aufweist, der, soweit mir bekannt ist, ganz vereinzelt unter den Arthropoden dasteht. Jede Zelle nämlich producirt ungefähr fünf Rhabdomere, von denen jedes mit einem der Rhabdomere jeder anliegenden Zelle verwächst. Auf diese Weise nimmt jede Zelle Theil an der Bildung von 4 bis 6 verschiedenen Rhabdomen. Jedes Rhabdom ist das Produkt von in der Regel nur zwei Zellen und erscheint deshalb auch zweitheilig. Eine Gruppirung der

Zellen zu Retinulae findet sich indessen nicht. Ich werde diese Verhältnisse später noch eingehender beschreiben, wenn ich meine Untersuchungen über den Bau der Spinnenaugen veröffentlichen werde.

Ein ähnlicher Typus von Rhabdombildung ist von Grenacher (8) in seinen schönen Untersuchungen für das Cephalopodenauge beschrieben worden. Bei diesen Thieren scheidet jede Zelle in der Regel zwei Rhabdomere ab und nimmt an der Bildung von zwei verschiedenen Rhabdomen Theil. Die letzteren werden stets von 3 bis 5 Zellen gebildet.

Von dem Augen der übrigen Arachniden sind, soweit ich weiss, nur noch die der Pseudoskorpione untersucht worden. Nach der Beschreibung von Bertkau (2) sind sie den Nebenaugen der Spinnen in vielen Punkten sehr ähnlich und sehr wahrscheinlich mit diesen homolog.

Die Homologie der Mittelaugen von Limulus mit den Mittelaugen der Skorpione wurde zuerst von Lankester und Bourne behauptet. Diese Augen, welche fast in der Medianlinie liegen, besitzen nach den Angaben der genannten Autoren einen Glaskörper und eine darunter liegende Retina, deren Zellen hier und dort eine Anordnung zu Retinulae von je 5 rhabdombildenden Zellen zeigt.

Aus den mitgetheilten Angaben geht klar hervor, dass die vorderen Mittelaugen der Spinnen, die Augen der Phalangiden und die Mittelaugen der Skorpione, sowie jedenfalls die Mittelaugen des Limulus eine Reihe von homologen Gebilden darstellen, welche durch eine invertirte Retina mit Retinulae oder wenigstens Rhabdomen charakterisirt sind.

Da wir bei den niedrigsten Arachnidenformen, wie den Skorpionen, sowie bei Limulus, eine Retina mit Re-

tinulae antreffen, so ergiebt sich ferner, dass der ursprüngliche Arachnidentypus auch eine aus Retinulae zusammengesetzte Retina besass. Ich sehe das Hauptresultat dieser Arbeit darin, nachgewiesen zu haben, dass eine aus Retinulae zusammengesetzte Retina bezw. eine Modifikation derselben auch bei den höheren Arachnidenordnungen, den Phalangiden und den Spinnen, noch besteht.

Korschelt (No. 11 S. 600) ist der Ansicht, dass die Mittelaugen der Skorpione und des Limulus von zusammengesetzten Facetten-Augen abgeleitet sind, deren Einzelaugen (Ommatidia) beim Skorpion und Limulus durch die Retinulae repräsentirt werden. Diesen Gedanken weiter verfolgend, kam der genannte Autor zu dem Schluss, dass auch bei den höheren Arachnidenordnungen in Homologie mit den Mittelaugen der Skorpione früher eine zusammengesetzte Retina vorhanden gewesen sein müsste. Obgleich ihm das Vorhandensein von Rhabdomen bei den Spinnen und Phalangiden unbekannt war, so führten ihn die Angaben Grenacher's, dass die Stäbchen der Spinnen aus zwei, die der Phalangiden aus drei Stücken beständen, zu der Vermuthung, dass es sich bei der Zwei- resp. Dreitheiligkeit der Stäbchen vielleicht um Reste der Rhabdom- und Retinulabildung handeln möchte (No. 11 S. 601). Wie in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen wurde, hat diese Vermuthung für die Augen der Phalangiden und für die Mittelaugen der Spinnen völlig das Richtige getroffen.

Litteratur.

1. P. Bertkau, Beiträge zur Kenntniss der Sinnesorgane der Spinnen. I. Die Augen der Spinnen. Arch. f. mikr. Anat. 27. Band. 1886. Bonn.
2. — — Ueber die Chernetiden oder Pseudoskorpione. Verhandlungen des naturhist. Vereins der preussischen Rheinlande, Sitzungsberichte. 44. Jahrg. 1887. Bonn.
3. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
4. J. Carrière, Bau und Entwicklung des Auges der 10 füssigen Crustaceen und der Arachniden. Biolog. Centralb. Band 9. 1889.
5. V. Graber, Ueber das unicorneale Tracheaten- und speciell das Arachniden- und Myriapoden-Auge. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 17. 1879. Bonn.
6. H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879.
7. — — Ueber die Augen einiger Myriapoden. Arch. f. mikrosk. Anat. 18. Bd. 1880.
8. — — Abhandlung zur vergleich. Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandl. naturw. Gesellsch. Halle. 16. Bd. 1884.
9. H. Henking, Biologische Beobachtungen an Phalangiden. Zool. Jahrbücher, Abth. f. System. 3. Bd. 1888. Jena.
10. Kishinouye, On the Development of Araneina. Journ. of the Coll. of sci., Imperial Univers. Japan. Vol. IV. Part 1. 1891.
11. E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. 2. Heft. Jena 1892.
12. Ray Lankester and Bourne, The minute structure of the lateral and the central eyes of Scorpio and of Limulus. Quart. Journ. of micr. sci. Vol. XXIII. n. ser. 1883.

13. F. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Archiv für Anat., Physiol. u. wiss. Med. Jahrg. 1855. Berlin.
14. — — Ueber das Nervensystem der Afterspinne (Phalangium). Archiv f. Anat., Physiol. und wiss. Med. Jahrg. 1862. Leipzig.
15. — — Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
16. W. Locy, Observations on the development of Agalena naevia. Bull. of the Mus. of Compar. Zool. at Harv. Coll. Vol. XII. No. 3. Cambridge 1886.
17. E. L. Mark, Simple Eyes in Arthropods. Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harv. Coll. Cambridge Vol. XII. No. 3. 1887.
18. G. H. Parker, The Eyes in Scorpions. Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harv. Coll. Cambridge Vol. XIII. No. 6. 1887.
19. W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitth. aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. 6. Berlin 1886.
20. — — Studies on the Eyes of Arthropods. I. Develop. of the Eyes of Vespa, with Observ. on the Ocells of some Insects. Journ. of Morph. Vol. 1. Boston 1887.
21. F. Plateau, Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes (deuxième partie). Vision chez les Arachnides. Bulletins de l'Acad. Royale des sci. etc. de Belgique 57. Ann. 3. Sér. T. XIV. 1887.
22. F. Purcell, Ueber den Bau und die Entwicklung der Phalangiden-Augen. (Vorläufige Mitth.) Zool. Anz. Jhg. 15. 1892.
23. G. Saint Remy, Contribution a l'étude du cerveaux chez les Arthropodes Trachéates. Arch. de Zool. exp. et gén. 2. Sér. T. V. bis, Suppl. 1887.
24. E. Simon, Les Arachnides de France. T. 7. Paris 1879. 8°.
25. M. Stefanowska, La Disposition Histologique du Pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète. Recueil Zoolog. Suisse. T. V. 1890.
26. G. R. und L. C. Treviranus, Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts. Bd. 1. Göttingen 1816.
27. A. Tulk, Upon the Anatomy of Phalangium opilio. Ann. of Nat. Hist. Vol. 12. 1843.

Thesen.

I.

Die Biologie der Thiere wird nicht in genügendem Maasse getrieben.

II.

Die Mikrochemie soll dem Zoologen zugänglicher gemacht werden.

III.

Die Abstammung der Wirbelthiere lässt sich zur Zeit mit Sicherheit nicht bestimmen.

Vita.

Natus sum Fredericus Purcell Londinii die XVIII Mensis Sept. a. h. s. LXVI, patre Walter cuius mortem pio animo lugeo, matre Sophia, qua superstite gaudeo.

Fidei addictus sum evangelicae.

Primum in urbe capense collegium Africae australis frequentavi. Deinde in Germaniam profectus, civibus universitatis Wilhelmae Argentinensis adscriptus sum. Tum Berolini studiis per decem semestria rerum naturalium operam dedi.

Docuerunt me praeceptores illustrissimi Berolini: du Bois-Reymond, Dames, Dilthey, Heider, O. Hertwig, Kny, Korschelt, Moebius, F. E. Schulze, Seeliger, Waldeyer,

Argentorati: Fittig, Götte, Kohlrausch, comes de Solms.

Quibus omnibus viris gratias ago quam maximas, imprimis vero viro clarissimo F. E. Schulze.